LIBRARY
Pacific Islands Fisheries Science Center
2570 Dole St.
Honolulu, Hawaii 96822-2396
See FIb/T51 Suppl. 1
MFS-Marking

MANUAL OF METHODS FOR FISH STOCK ASSESSMENT
REPORT ON MARKING

MANUEL SUR LES MÉTHODES D'ÉVALUATION DES STOCKS ICHTYOLOGIQUES
RAPPORT SUR LE MARQUAGE

MANUAL DE METODOS PARA LA EVALUACION DE LOS STOCKS DE PECES
INFORME SOBRE MARCADO

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS
ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
ORGANIZACION DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACION
Rome, 1965

FAO FISHERIES TECHNICAL PAPER (MFS)

Documents in this group are provisional editions of volumes or sections of FAO MANUALS IN FISHERIES SCIENCE, usually in the language of the original draft. They are given a limited distribution for comment by collaborators in this project, and for use of FAO headquarters and field staff and at training centers, courses and seminars. Revised versions are subsequently published by FAO in the official languages of the Organization.

La présente série groupe des versions provisoires du texte intégral ou partiel des MANUELS FAO DE SCIENCE HALIEUTIQUE, généralement dans la langue originale. Ces documents font l'objet d'une diffusion restreinte: ils sont communiqués pour avis aux personnes collaborant à la préparation des manuels, utilisés par le personnel de la FAO au Siège et sur le terrain, et mis à la disposition des centres de perfectionnement, cours de formation et séminaires. Des versions revisées sont ultérieurement publiées par la FAO dans les langues officielles de l'Organisation.

Los documentos de este grupo son ediciones provisionales de volúmenes o secciones de los MANUALES DE LA FAO DE CIENCIAS PESQUERAS, publicados generalmente en el idioma del borrador original. Se distribuyen limitadamente para que los comenten los colaboradores de este proyecto, y para usarlos en la sede de la FAO así como por el personal de campo y en los centros de capacitación, cursos y seminarios. La FAO publica después versiones revisadas en los idiomas oficiales de la Organización.

FB/T26	Manual of Sampling Methods for Fisheries Biology	Oct. 1962
FIb/T40	Manual of Methods of Fish Population Analysis	Apr. 1964
FIb/T38	Tables of Yield Functions for Fishery Assessment	June 1964
FIb/26 Suppl. 1	Manual of Sampling and Statistical Methods for Fisheries Biology. Part II - Statistical Methods - Chapter No. 5. Computations	Feb. 1965
FIb/T51	Manual of Methods for Fish Stock Assessment - Report on Marking Manuel sur les méthodes d'évaluation des stocks ichtyologiques - Rapport sur le marquage Manual de métodos para la evaluación de los stocks de peces - Informe sobre marcado	July 1965

A printed English version of "Manual of Field Methods in Fisheries Biology. Provisional Edition" was issued in 1960, as a revision of:

Le « Manual of Field Methods in Fisheries Biology - Provisional Edition », imprimé en anglais seulement, a été publié en 1960 et constituait une version revisée du document:

En 1960 se publicó en inglés el "Manual of Field Methods in Fisheries Biology. Provisional Edition", como revisión de:

FB/58/T1	A Manual of Field Methods in Fisheries Biology (Preliminary draft)	Sept. 1958

Drafts of "Manual of Laboratory Methods in Fisheries Biology" were issued as:

Des versions préliminaires du « Manual of Laboratory Methods in Fisheries Biology » ont paru en tant que:

Los borradores del "Manual of Laboratory Methods in Fisheries Biology" se publicaron como:

FB/58/T3	Part I - Physical and Chemical Methods in Meteorology and Oceanography	Jan. 1958
	Part II - Laboratory Methods on Plankton and Benthos	Feb. 1958

Revised versions of these have been combined with the Field Methods Manual to produce a "Manual of Methods in Fisheries Biology" the definitive text of which will be published in three language versions as **FAO Man. Fish. Sci.,** (1) (in preparation). A provisional English edition of **FAO Man. Fish. Sci.,** (2) "Fisheries Science" was issued for FAO by CSIRO, Cronulla, Australia, in 1960.

Des versions revisées de ces documents ont été combinées avec le manuel de méthodes sur le terrain pour constituer le « Manuel sur les méthodes employées en biologie halieutique », dont le texte définitif, trilingue, paraîtra sous la cote **FAO Man. Fish. Sci.,** (1) (en préparation).
Une version anglaise provisoire du document **FAO Man. Fish. Sci.,** (2), intitulé « Fisheries Science », a été publiée pour le compte de la FAO par la CSIRO (Cronulla, Australie) en 1960.

Se han combinado versiones corregidas de estos documentos con el Manual de Métodos de Campo, para producir un "Manual of Methods in Fisheries Biology", cuyo texto definitivo se publicará en tres idiomas como **FAO Man. Fish. Sci.,** (1) (en preparación).
Una edición provisional, en inglés, del **FAO Man. Fish. Sci.,** (2) titulado "Fisheries Science" fue publicada para la FAO por CSIRO, Cronulla, Australia, en 1960.

MANUAL OF METHODS FOR FISH STOCK ASSESSMENT

REPORT ON MARKING

MANUEL SUR LES METHODES D'EVALUATION DES STOCKS ICHTYOLOGIQUES

RAPPORT SUR LE MARQUAGE

MANUAL DE METODOS PARA LA EVALUACION DE LOS STOCKS DE PECES

INFORME SOBRE MARCADO

Prepared by Préparé par Preparado por

ICNAF, International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries
CIPAN, Commission internationale des pêches de l'Atlantique du Nord-ouest
CIPNA, Comisión Internacional de Pesca para el Nordoeste del Atlantico

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS
ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
ORGANIZACION DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACION

Rome, July 1965

28466

PREPARATION OF THIS PAPER

A section on fish marking for the study of population parameters is an essential part of any manual on fish stock assessment. It has, however, not been practicable for FAO Fisheries Division to arrange to have prepared all sections of this and other manuals simultaneously, yet it is desirable for suitable texts on most subjects to be available for training courses, or for use in field projects for which FAO is responsible. For this reason it was decided, when ICNAF held its very successful symposium on North Atlantic Fish Marking [Spec.Publ.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish., (4), 1963] to issue, with permission of ICNAF, a tri-lingual version of the comprehensive report published as a result of that Symposium. Copies of the entire proceedings, in English, including the contributed papers, are available from the ICNAF Secretariat, and FAO also holds a small stock.

After the ICNAF Symposium, Mr. R. Jones (Aberdeen, U.K.) prepared, for an ICES Symposium on Measurement of the Abundance of Fish Populations, a short review of the theory of marking experiments for population size and mortality rate estimation. That review is appended to the present document, being reprinted by kind permission of the author and of ICES. Mr. Jones has since prepared an expanded version of his review, as lecture material for the FAO/GFCM Seminar on Sardine Tagging, Split, Yugoslavia, 2-14 November 1964, and this has been published, in English, as an appendix to the report of that training centre. A French version of it has been presented to the meeting of the GFCM convened in Rome in May 1965, and a Spanish version will be prepared for a regional training centre planned under EPTA in Latin America in 1966. Eventually, it is planned to issue the three language versions, amended as experience shows necessary, and incorporating examples, in a supplement to the present document.

PREPARATION DU PRESENT DOCUMENT

Un manuel sur l'évaluation des stocks ichtyologiques doit comporter une section consacrée au marquage des poissons en vue de l'étude des paramètres de population. Bien que la Division des pêches de la FAO n'ait pas été en mesure de faire préparer simultanément toutes les parties de ce manuel ni des autres études de la série, il est bon de pouvoir disposer de textes appropriés sur le plus grand nombre possible de matières traitées dans les manuels, à l'usage des cours de perfectionnement ou des projets sur le terrain dont l'exécution incombe à la FAO. C'est pourquoi il a été décidé, vu le grand succès remporté par le colloque de la CIPAN sur le marquage des poissons de l'Atlantique nord [Spec.Publ.int.Comm.Nthw.Atlant.Fish., (4), 1963], de publier, avec l'autorisation de cette commission, une version trilingue du rapport. Pour obtenir le texte intégral (en anglais) des Actes du Colloque (y compris les communications), dont la FAO ne possède qu'un petit nombre d'exemplaires, s'adresser au Secrétariat de la CIPAN.

Après le colloque de la CIPAN, M. R. Jones (Aberdeen, Royaume-Uni) a préparé, en vue d'un colloque du CIEM sur la mesure de l'abondance des populations de poissons, une brève étude sur les méthodes d'évaluation de la taille des populations et du taux de mortalité par des expériences de marquage. Ce texte est reproduit en annexe au présent document, avec l'aimable autorisation de l'auteur et du CIEM. M. Jones a rédigé depuis lors une version plus développée de son étude, en vue d'une conférence prononcée durant le séminaire FAO/CGPM sur le marquage des sardines (Split, Yougoslavie, 2-14 novembre 1964), dont le texte anglais a été joint au rapport de ce séminaire. Une version française de ce texte a été présentée à la réunion du CGPM qui s'est tenue à Rome en mai 1965, et une version espagnole préparée en vue d'un centre régional de perfectionnement PEAT prévu pour 1966 en Amérique latine. On envisage de faire paraître ultérieurement les trois versions, amendées - comme l'expérience a montré qu'il convient de le faire - et illustrées par des exemples, en tant que supplément au présent document.

PREPARACION DE ESTE DOCUMENTO

Una sección sobre marcado de peces para el estudio de los parámetros de las poblaciones constituye parte esencial de todo manual de evaluacion de las stocks de peces. Sin embargo, la Dirección de Pesca de la FAO no ha podido preparar simultáneamente todas las secciones de este y de otros manuales, pero es de desear que en los cursos de capacitación se disponga de textos adecuados acerca de la mayor parte de las materias, o bien para usarlos en los proyectos de campo de los que está encargada la FAO. Por esta razón, cuando la CIPAN celebró su simposio

sobre el marcado de peces del Atlántico norte, que tuvo tanto éxito /Spec.Publ.int.Comm.Northw. Atlant.Fish., (4), 1963/, se decidió publicar, con permiso de la CIPAN, una versión trilingüe del amplio informe publicado como resultado de dicho simposio. A la Secretaría de la CIPAN pueden pedirse ejemplares de la documentación completa, en inglés, incluyendo las ponencias presentadas; la FAO posee también copias de esta documentación.

Después de la celebración del simposio de la CIPAN, el Sr. R. Jones (Aberdeen, Reino Unido) preparó para el simposio del CIEM sobre medición de la abundancia de las poblaciones pesqueras, un breve estudio de la teoría de los experimentos de marcado para determinar la magnitud de las poblaciones y la tasa de mortalidad. Este estudio figura como apéndice del presente documento, habiéndose vuelto a imprimir con el permiso del autor y del CIEM. Desde entonces el Sr. Jones ha preparado una versión ampliada de su estudio, como material de conferencias para el Seminario FAC/CGPM sobre Marcado de Sardinas, celebrado en Split, Yugoslavia, del 2 al 14 de noviembre de 1964, que ha sido publicada en inglés como apéndice del informe de dicho centro de capacitación. La versión francesa ha sido presentada a la reunión del GFCM celebrada en Roma en mayo de 1965, y se preparará una versión espanola para un centro de capacitación regional que se prepara en América Latina en 1966 bajo los auspicios del PAAT. Se tiene intención de publicar versiones en los tres idiomas, enmendadas cuando lo aconseje la experiencia, e incorporar ejemplos en un suplemento al documento presente.

Distribution:

FAC Fisheries Division
FAC Regional Fisheries Councils
and Commissions
FAO Regional Fisheries Officers
FBCB selectors 2 and 5

"Current Bibliography" entry:

ICNAF (1965) M
FAO Fish.tech.Pap., (51): 46 p.
Manual of methods for fish stock assessment. Report on marking. Manuel sur les méthodes d'évaluation des stocks ichtyologiques. Rapport sur le marquage. Manual de métodos para la evaluación de los stocks de peces. Informe sobre marcado.

Tri-lingual version of report published as a result of North Atlantic Fish Marking Symposium. Appends review article by R. Jones on theory of tagging experiments for population size and mortality rate estimation.
Do 60-264me.

C O N T E N T S

		Page no.
INTRODUCTION		1
REVIEWS BY RAPPORTEURS		
Section 1.1	Effectiveness of various types of marks, tags and attachments (E. Bertelsen and V.M. Hodder)	3
Section 1.2	Influence of fish condition, method of capture and handling, and sea conditions on return rates; tagging mortality (A.C. Jensen and R.L. Fritz)	4
Section 1.3	Estimating and improving the efficiency and return of recaptured tags (F.D. McCracken and A.C. Kohler)	5
Section 2.1	Estimation of growth (S.J. Holt and R.C. Hennemuth)	5
Section 2.2	Estimation of mixing, dispersal and migration; stock identification (L.M. Dickie and W. Templeman)	8
Section 2.3	Estimation of population size and mortality rates (J.A. Gulland and E.D. Le Cren)	8
CLASSIFICATION OF CONTRIBUTIONS BY AGENDA TOPICS		9
APPENDIX 1 - List of contributions to Symposium		37
APPENDIX 2 - A review of methods of estimating population size from marking experiments, by R. Jones (reprinted from Rapp.Cons.Explor.Mer, (155): 202-9, 1964)		39

I N D E X

		No. de la page
INTRODUCTION		11
COMPTES RENDUS DES RAPPORTEURS		13
Section 1.1	Efficacité des différents types de marques et d'attaches (E. Bertelsen et V.M. Hodder)	13
Section 1.2	Influence de l'état du poisson, des méthodes de capture et de manipulation et de l'état de la mer sur les taux de retour, mortalité par marquage (A.C. Jensen et R.L. Fritz)	14
Section 1.3	Estimation et amélioration du rendement et du retour des marques recapturées (F.D. McCracken et A.C. Kohler)	15
Section 2.1	Estimation de la croissance (S.J. Holt et R.C. Hennemuth)	16
Section 2.2	Estimation des imbrications, dispersions et migrations, identification du stock (L.M. Dickie et W. Templeman)	18

No. de la page

Section 2.3 Estimation de la taille des populations et des taux de mortalité (J.A. Gulland et E.D. Le Cren) 19

CLASSIFICATION DES CONTRIBUTIONS PAR SUJET DE L'ORDRE DU JOUR 21

ANNEXE 1 - Liste des contributions au symposium 34

ANNEXE 2 - A review of methods of estimating population size from marking experiments, by R. Jones (extrait du Rapp.Cons.Explor.Mer, (155):202-9, 1964) 38

I N D I C E

Página no.

INTRODUCCION 23

GLOSAS DE LOS RELATORES 25

Sección 1.1 Eficacia de los diversos tipos de señales, marcas y aditamentos (E. Bertelsen y V.M. Hodder) 25

Sección 1.2 Influencia que ejercen la condición de los peces, los métodos de captura y manipulación y el estado del mar en la tasa de rescate; mortalidad ocasionada por las marcas (A.C. Jensen y R.L. Fritz) 26

Sección 1.3 Estimación y mejoramiento de la eficacia del rescate y de la comunicación de datos sobre marcas recuperadas (F.D. McCracker y A.C. Kehler) 27

Sección 2.1 Estimación del crecimiento (S.J. Holt y R.C. Hennemuth) 28

Sección 2.2 Estimación de mezclas, dispersiones y migraciones; identificatión de poblaciones (L.M. Dickie y W. Templeman) 31

Sección 2.3 Estimación del volumen de las poblaciones y de las tasas de mortalidad (J.A. Gulland y E.D. Le Cren) 32

RELACION DE LAS COLABORACIONES CLASIFICADAS POR TEMAS DEL PROGRAMA 34

ANEXO 1 - Lista de las contribuciones al Simposio 34

ANEXO 2 - A review of methods of estimating population size from marking experiments, by R. Jones (separata de Rapp.Cons.Explor.Mer, (155):202-9, 1964) 38

Introduction

It was more than half a century ago that the eminent Danish fisheries biologist, C. G. Joh. Petersen, first tagged plaice by attaching to them a numbered bone disc. From this beginning, tagging and marking techniques have become an indispensable tool in the study of fish populations; indeed, there are now very few species of fish of major commercial importance which have not been tagged or marked by one means or another, and the technique has been extended to molluscs, crustacea and sea mammals. The results of its application range from the dramatic discoveries of fish migrations, such as that of the Atlanto-Scandian herring between Norway and Iceland and of cod between Greenland and Iceland, to the less spectacular but vitally important estimation of the abundance, growth and mortality rates of exploited fish populations.

But it often happens that a technique which, in theory, has great possibilities also possesses certain inherent practical difficulties which make it a not unmixed blessing to the investigator, and tagging is no exception. However ingenious the tag and its attachment to the fish, and however carefully planned the experiment, there is always the disturbing thought at the back of the mind of the investigator that neither the individual tagged fish nor the population of tagged fish which he creates can be relied upon to behave as untagged fish would do in their natural state. The tag may cause the fish to die prematurely, or it may fall off; even catching the fish to tag it may cause it to be abnormal thereafter. The presence of a tag may render the fish more vulnerable to predators or make it more readily caught by the fishing gear. The way in which the tagged fish are distributed over the population and the efficiency of the recovery process may be critically important in determining the reliability of the recapture data for population estimation.

As the applications of the tagging technique have become more varied, and the questions asked of the resulting information more demanding, so have the shortcomings of the technique become more apparent and serious. The last decade or so has seen the challenge these present being taken up in various ways by fishery research workers in many parts of the world. One approach has been that of devising new kinds of tags and attachments which are less harmful to the fish but more easily detected, either by fishermen or by less direct means. Much has been accomplished in this way and species of fish can now be tagged successfully which not so long ago would have been regarded as quite unsuited for such a technique — although it is a sobering thought that no better tag for flatfish has yet been devised than the simple flat disc introduced by Petersen. Doubtless much remains to be done by way of tag improvement; but it is becoming accepted that the concept of a "perfect" tag is probably an illusion, and that refinement of other aspects of the technique is even more important. Therefore, attention has been paid to practical aspects of tagging such as recording the condition of tagged fish at release, observing the effect of tags by tank tests, and measuring directly the efficiency of the tag recovery process; other advances have been essentially theoretical, and have had the aim of eliminating the uncertainties in the technique by developing new methods of analysing the resulting data. The theme running through much of the recent research into the sources of bias and uncertainty of tagging can, in fact, be summed up as ... "eliminate them if you can; and if you can't, measure them".

Because research of this kind was proceeding largely independently in a great many laboratories and countries, the Research and Statistics Committee of ICNAF decided at their 1959 meeting that a useful purpose would be served by holding a symposium devoted essentially to recent advances in the techniques of tagging and marking, both practical and theoretical. The scope of the symposium was not restricted by area or species — which are somewhat artificial distinctions from the point of technique — and contributions were invited from a number of people and organisations outside those normally present at ICNAF meetings. The response was most encouraging; a total of 62 contributions was received, nearly all specially written for the symposium, and at the symposium itself, which was held at the Fisheries Laboratory, Woods Hole, in May 1961, we were fortunate to have a number of experts from various parts of the world in addition to many from the member countries of ICNAF.

The symposium contributions form the main part of this publication, and, apart from minor editing, they are reproduced here in their original form and numbered according to the order in which they were received. At the symposium itself a different plan was followed, and perhaps a brief digression is permissible at this point to explain the pages which follow this introduction. The subject matter was divided into two main topics, each subdivided into three minor ones, and two rapporteurs were assigned to each, as follows:—

1. *Methods and effectiveness of marking, tagging and tag recovery*
   - 1.1 Effectiveness of various types of marks, tags and attachments.
     (Rapporteurs: E. Bertelsen and V. M. Hodder)
   - 1.2 Influence of fish condition, method of capture and handling, and sea conditions on return rates; tagging mortality.
     (Rapporteurs: A. C. Jensen and R. L. Fritz)
   - 1.3 Estimating and improving the efficiency and return of recaptured tags.
     (Rapporteurs: F. D. McCracken and A. C. Kohler)

2. *Analysis of results of marking and tagging experiments*
   - 2.1 Estimation of growth
     (Rapporteurs: S. J. Holt and R. C. Hennemuth)
   - 2.2 Estimation of mixing, dispersal and migration; stock identification.
     (Rapporteurs: L. M. Dickie and W. Templeman)
   - 2.3 Estimation of population size and mortality rates.
     (Rapporteurs: J.A.Gulland and E.D.Le Cren)

By taking only those parts of each contribution relevant to the topic under discussion, it was possible — thanks largely to the co-operation of the speakers, some of whom spoke to their paper on several different occasions — for the rapporteurs to prepare reviews of the main features of the contributions and discussion on each topic, and these will be found in the pages following this introduction. There is also, on pages 13–14, a table showing where a major or minor reference to each agenda topic may be located in the various contributions as listed serially on pages 1—4.

It is realised that this publication is in no sense a comprehensive review of all that is going on in the field of tagging research; but it is hoped that the scope of the symposium was sufficiently broad for these proceedings to be useful both to the experienced researcher and to those who are beginning research on fish population dynamics and wish to know something of the possibilities and limitations of the tagging technique.

In conclusion, I would like to express my personal appreciation to Dr. H. W. Graham and his staff of the Woods Hole Fisheries Laboratory, to Dr. Erik M. Poulsen and the ICNAF Secretariat, and to the Rapporteurs, for the invaluable help they gave in preparing and organising the symposium. The subsequent editing of the contributions was shared between Dr. H. W. Graham, Dr. W. Templeman and Mr. J. A. Gulland, while my colleague Miss R. Bedford undertook much of the preparation of the manuscripts for printing. To all these I am most grateful for their help.

R. J. H. Beverton
(Chairman)
19th February, 1962.

Reviews by Rapporteurs

Section 1.1
Effectiveness of various types of marks, tags and attachments

Rapporteurs: E. Bertelsen and V. M. Hodder

Discussion under this heading could not be expected to lead to general conclusions about one type of tag being superior to any other. Such an ideal tag, suitable for all kinds of fish and for all purposes, does not exist. As might be expected, it appeared clearly that the type of tag and attachment to be used in an experiment depends on *what* you are tagging, *where* you are tagging, *why* you are tagging, as well as *how* the tags may be returned.

According to the method of recovery of marked fish, the experiments may be divided into three main groups each of which usually will require different tags or markings:

I Recovery by the fishermen
- a. external tags
- b. large internal tags

II Recovery by research workers
- a. mutilation marks
- b. staining and tattooing
- c. small internal tags
- d. isotopes
- e. sonar tags

III Recovery by physical means
- a. magnetic tags
- b. radioactive marks
- c. fluorescent stains

The three groups are overlapping. For instance, intensive tagging, propaganda and high rewards may make recoveries of marks of types II a. and b. by fishermen high enough to be practicable (e.g., staining of shrimps (23)*, and internal tagging combined with tattooing in plaice (26), and combined with fin clipping in trout (Bertelsen)).

I. (a) As nearly all tagging experiments in the ICNAF area are based on the recapture of the tagged fish by fishermen, most of the presented papers concern tags designed for this purpose, and comparison of different external tags used for haddock (30), cod (2, 16, 17, 25, 45, 47), whiting (25), salmon (2, 24), plaice and sole (25, 26, 43), halibut (8), tuna (1, 46, 54), and herring (53, 57) were described and discussed.

The effectiveness of external tags depends mainly on tagging mortality, loss of tags, and risk of tags not being observed after recapture; but the effect may be influenced also by alteration in behaviour, growth rate and catchability (i.e. fishing mortality) of the fish, due to being tagged. For this reason, type of tag and tagging method must be chosen according to the robustness of the fish (species and size) and type of fishery. Accordingly, only a few general rules can be stated; for example, that comparisons between tag types tend to show that tags which are firmly fixed (Petersen discs, spaghetti tags, etc.) are superior to dangling tags (hydrostatic tags, labels, flags, streamers, etc.) (2, 16, 17, 25, 26). Metal straps (16), and discs attached by elastic material (22, 25, 57), however, show a higher rate of shedding or tagging mortality.

Furthermore, comparison between *attachment materials* shows that no material has been found superior to stainless steel (16, 25, 36), with the possible exception of titanium or tantalum (25, and Hile). *Position of the tag* on the fish influences the effectiveness in varying degrees.

Sometimes too many different factors are varied in the tag comparisons, which makes it difficult or impossible to establish which of those factors are responsible for the observed differences in rates of returns. *Double tagging* has proved a useful method for determining the rate of shedding of tags (8, 36).

(b) Large internal tags may in certain circumstances be used in experiments of the first group. Although the loss due to recaptured fish being overlooked is much greater than with the external tags, the reduced tagging mortality and especially the insignificant risk of shedding and effect on biology and catchability make this method to be recommended for special purposes (45, 47).

II. In experiments where the marked fish are caught and recovered by the research workers, markings can be used which are much less distinct or even completely concealed, and which therefore interfere much less with the mortality and biology of the fish. A number of such methods are described and discussed, e.g. fin clipping and punching (21); staining and tattooing (23, 26, 39); internal tags (22, 26); a special sonic tag for behaviour studies (14); and mutation (albino salmonids, Kasahara, verb. comm.).

III. In certain specialized fisheries where individual observation and handling of the fish is impossible, devices for the recovery of tags or tagged fish by

* The figures in parentheses are the serial numbers of the contributions.

physical means have been developed. A new method using radioactive tags was described and discussed (60).

IV. Tagging methods for crustaceans and molluscs were described and discussed. Staining of shrimps was shown to be effective (23), and for crabs and lobsters external tags which may remain through moulting were described (10, 29). External tags for scallops (44) and waterproof paint for whelks (28) have been used with success.

Section 1.2

Influence of fish condition, method of capture and handling, and sea conditions on return rates; tagging mortality

Rapporteurs: A C. Jensen and R. L. Fritz

This item of the agenda was concerned with some of the physical factors that affect the success of tagging experiments. The factors considered in the papers fall in four broad categories:

a. The physical condition of the marked fish at the time of their release, including the effects of capture and handling.
b. The temperature of the sea when the fish are tagged.
c. Physiological factors, particularly the build-up of toxic substances in the fish's blood.
d. Theoretical techniques for estimating tagging mortality.

Under category (a), a number of contributions showed that in a variety of species the appearance and activity of tagged fish at release had a significant effect on the return rate (18, 20, 24, 34, 53, 57). The criterea of "condition" differed somewhat according to the species, but degree of scale loss appeared to be the most generally significant. An important conclusion from these studies was that information on the return rate of fish of less than perfect condition when released could be of value in obtaining a proper interpretation of tagging experiments.

Several references (e.g. 18, 24, 34) were made to the difficulty of tagging young fish. Evidence that these are more susceptible to damage was offered (18); in discussion it was mentioned that trawl selectivity and the discarding of small fish at sea may also be responsible in certain circumstances for the lower return rate observed (McCracken).

It was noted that certain species, especially those with closed swim-bladders such as cod, haddock, whiting and redfish, present the special difficulty of distended or burst swim-bladders if caught at any appreciable depth. Tagged fish in such cases may have to be lowered in a cage to a suitable depth before release (18, 48), or their swim-bladders pricked before release (Grosslein). While there is evidence that a small puncture in a swim-bladder can heal, it is not known whether healing is possible if a swim-bladder is seriously ruptured, or whether this damage is a significant cause of mortality.

The technique of holding tagged fish in tanks before release, both to reduce and to measure initial tagging mortality, was discussed in several contributions (e.g. 8, 24, 59). Analysis of return rates according to time in tank was shown to be important in certain species (24, 59). In tuna (1, 49), the handling time was highly critical within a period of up to 20 sec. after capture.

On topic (b), high water temperature was shown to have an adverse effect on the success of tagging experiments, both for demersal fishes (17, 26 and 30) and pelagic fishes (49). In the case of cod and haddock, the problem may be associated with hauling the fish rapidly from cool bottom water to relatively warm surface water. In the case of tuna, hyperactivity of the fishes in the warm surface water probably contributes to a higher mortality rate. It may be advantageous to tag demersal fishes in a season when the water column is cool and isothermal, and pelagic fishes when the surface waters are cool.

In salmon a build-up of blood lactates to toxic levels, caused by hyperactivity when caught for tagging, contributes to their mortality (19). Air exposure and the use of narcotizing substances during tagging also contribute to formation of lactic acid (Larkin). Cool water may slow down the general activity of the fish and thus reduce the formation of lactic acid; cool water is frequently found during the spawning season of many fishes (Le Cren). Experimental evidence on the greater susceptibility of marked fish to predation was presented (19).

Theoretical techniques for estimating type (1) losses were presented (13, 37), based essentially on an analysis of the difference in return rate between batches of fish tagged at intervals during or before the fishing season.

In the general discussion, particular reference was made to the effects of fin-clipping as a marking technique. The questions arising in this method of marking include amount of fin to clip, choice of fin, and the possible effect of fin removal on the swimming ability of the fish. Fin clipping is used mostly for freshwater fishes and a few marine species that have a high market value and hence receive more or less individual handling. The use of fin-clipping in conjunction with an internal tag (Bertelsen), and the use of a railroad ticket punch to punch distinctive holes (Le Cren), were mentioned. If fins are clipped so close that a drop of blood is drawn, they should still be recognisable after a year or more (McCann). It was noted that a large-scale marking experiment using fin-clipping was planned for 1961 in a study of chinook salmon (Zimmer).

Section 1.3

Estimating and improving the efficiency and return of recaptured tags

Rapporteurs: F. D. McCracken and A. C. Kohler

During the 1959 ICNAF Annual Meeting, submissions from various countries about their tagging return publicity methods were received and discussed at length. These were reported upon in the 1959 "Red Book" (McCracken, page 22). In the present symposium a variety of techniques for both improving and estimating the efficiency of recovery and reporting of recaptured tags were considered. Wide differences between returns from fleets of different countries fishing the same stock were reported (3, 16), and methods were suggested for determining conversion factors to relate returns from different fleets and methods of fishing. Some of the dangers inherent in the use of conversion factors were pointed out during discussion. Principally, they were the effects of changes in publicity in attempts to improve returns, and possible changes in recovery and reporting efficiency with tag type.

Variations between returns from fisheries on a single species where catches are processed in different ways were described (33, 57). External tags which were useful for individually handled fish gave low returns for bulk-handled fish, compared with metal internal tags detectable by mechanical means. Scottish "combination" tags and Norwegian double tagging techniques have been used in attempts to meet both requirements (57).

Variation in return efficiency among different vessels of a single fleet might also be used to detect non-reporting (43). In the particular examples quoted, however, it was concluded that non-random distribution of tagged fish was probably responsible for the differences between the actual and expected distributions of tagged fish among the vessels.

Direct measurement of the efficiency of reporting and recovery, by "seeding" the catch on board and when laid out on the market with known numbers of tagged fish, was described (40). It was shown how this information, together with a knowledge of the various sources from which tagged fish were returned, enables an estimate to be made of the overall recovery efficiency, with the exception of tags picked out on board but not subsequently reported.

Another way of measuring the efficiency of reporting by a fleet is that based on the idea of achieving "perfect" reporting by a small section of the fleet or from a small part of the total catch (38). Tables were presented from which could be determined how many tags need to be released in order to estimate the efficiency of reporting with any desired accuracy.

Attention was drawn to the relevance of the theory of advertising in planning a publicity campaign for returning tagged fish (5). Thus, research on advertising sometimes indicates steadier response from intermittent publicity campaigns than from a single continuous one. Tests for application of this theory to tagging experiments were suggested.

In discussion it was noted that although there were no contributions about the success of lottery schemes, the one recently introduced in Norway had had a marked effect on the recovery efficiency. It was pointed out (Costello) that a lottery connected with shrimp tag returns improved returns by about 48 per cent. However, the dangers of these schemes for inland waters where fish could be exploited for lottery purposes were also noted (Le Cren, Zimmer).

Instances of the effect of increased rewards were also mentioned in discussion. A particularly striking case was that in the oceanic tagging of Pacific salmon, where requests on posters, without a reward, for the return of both tag and fish, led to two per cent being returned, a reward of $ 5 yielded five per cent returns, and a reward of $ 25 resulted in a return of 80 per cent of tags accompanied by the fish.

A general conclusion was that while every attempt should be made to obtain as high a recovery efficiency as possible by means of publicity and rewards, direct measurement of the efficiency should also be made by one or more techniques as appropriate.

Section 2.1. Estimation of growth

Rapporteurs: S. J. Holt and R. C. Hennemuth

Determination of rate of growth from marking experiments depends normally on the possibility of measuring with sufficient accuracy the sizes of the animals at the time of release and of the same individuals at the time of recapture. When individuals cannot be recognized at recapture, as in mass marking experiments, some appreciation of growth rate may nevertheless be made from comparisons of average sizes at release and at subsequent recapture, as estimated from means of individual measurements or from a grading process (23).

Measurements of size of individuals at release may be difficult or impracticable in the case of very delicate, sensitive or large animals (whales, sharks, etc., 27). Even when there are no such difficulties, the measurements of size at release and at subsequent recapture may necessarily be made with differing accuracy or precision. Thus, recaptured marine fish are usually measured when dead rather than when alive, and often some while after death and preservation in ice. Shrinkage of soles after death seems

possible (20), and is known to occur in other fishes. Le Cren observed that at least in some freshwater fish shrinkage at death is followed by relaxation and consequent expansion. Again, the size at recapture may be measured by fishermen or by other untrained observers. This difficulty was pointed out in (30) in relation to the haddock fishery, and several speakers confirmed its existence in other cases. Measurement, even by trained observers, can never be entirely precise; there are always observational errors which can on occasion be serious. Beverton pointed out that errors of measurement would be especially important for fish near to the asymptotic length where growth is relatively slow.

For all the above reasons, apparent growth increments between marking and recapture can be biased; they may, in particular, be considerably less than the real growth and even, on occasions, negative. Examples of such bias were given for sharks (27), redfish (32), soles (20), and *Tilapia* (41). A warning was given that ignoring returns with negative increments may as well increase the bias as reduce it, and Holt wondered if this had affected the *Tilapia* study in (41). Corrections for errors of this kind could usually be made on the basis of special experiments to measure change in length at death and any constant bias by untrained observers, etc. Holt pointed out that if the bias is independent of the size of the animal only the intercept, but not the slope, of the regression of increment per unit time or average size is affected (see later). In general, however, the bias is more likely to be proportional to size, in which case both parameters are affected in a predictable direction.

It appears that there can be a real decrease in growth rate, or even in size, of live fish following marking. Thus, many tagged redfish repeatedly recaptured alive and measured under comparable conditions showed reductions in size (32), although it was pointed out that some at least of the negative increment might be accounted for by the difficulties of measuring such fish alive within a millimetre or so. Tagged soles in tanks shrank even when given sufficient food (20). It was noted that in tank experiments it is necessary to observe the growth of untagged controls; this would presumably distinguish the effects of capture in the first place from the effects of the tagging operation and of the tag itself.

The effects of tagging on cod growth have been studied in such a way (12). In this case tagged fish and controls fed at both maximum and intermediate rates grew at about the same rate over a two-year period; growth differences observed were not consistent from year to year and were not due to tagging. Gulland confirmed that growth of marked North Sea cod agrees with data for size at age in catches. A similar agreement was reported in (12) and also for scallops in (44). Smith warned that average size at age is affected by selectivity of fishing, and may therefore not measure the growth rate. Back-calculated sizes at previous ages might be used; Hile pointed out that selective fishing may also change the real average growth rate, but this is what the tagging experiment would also be intended to measure. Caution is thus necessary in interpretation and comparison. It is desirable also to examine, when possible, the growth of the recaptured tagged fish as shown by their otoliths, scales, etc.

Different tags may affect growth to different degrees and in different ways, and the gear used to capture fish for marking purposes and the condition of the fish are also presumably significant. Contribution (30) gave comparative growth data for haddock captured for marking by lines inshore and by otter trawls offshore, marked in rotation with Petersen discs on the operculum, dorsal spaghetti tags, and a combination of internal anchors with hydrostatic capsules. The differential effect on growth may make one of two otherwise equally useful types of tag preferable to the other. Beverton reported that *Tilapia* in Lake Victoria marked with opercular tags showed little or no growth, but gave good growth with dorsal tags. Tagging does not seem to affect the growth of scallops (44), but a check mark on the shell is made at the time of tagging and this is used for the measurement of subsequent growth.

The effects of tagging may be observed in the structure of the hard parts used for age determination. For this purpose otoliths of tagged redfish have been examined (32) and the effects of repeated recapture are recognisable. In this study males and females were treated separately because the sexes have different growth rates. The fish recaptured three times appeared to have a faster growth rate than those recaptured only once or twice. Growth of fish which were at liberty for three or more years appeared to approach that of untagged fish. It was thought that flashing of the bright opercular tag might scare the prey, and hence reduce feeding and growth rate, but that this effect would diminish as the tag became fouled during prolonged immersion. Kohler suggested that examination of stomach contents of tagged and untagged fish could elucidate this point. Jónsson thought that use of tags the same colour as the fish or otherwise less conspicuous might eliminate the effect; this would be practicable where recapture is by experimental rather than by commercial fishing. Larkin wondered why a conspicuous tag should startle the prey at night, but apparently there is sufficient light even then, including natural luminescence. Reliable data for growth of *Sebastodes* and other scorpaenids are apparently too few to confirm redfish growth rate by comparative methods.

The simplest treatment of data for growth studies is to plot increment against time at liberty as was done for redfish (32) and soles (20), or to calculate growth per unit time as done for haddock (30). The increment is usually, however, itself a function of the size of the animal, being less for bigger animals than for smaller ones, as shown for soles (20). Kelly replied, in response to a question, that he had not observed a relation between increment and size in redfish (32) but the size range of marked fish was not large.

In certain cases it is possible to select data for returned fish which had been at liberty equal times, preferably one, two or more years, and to plot either the sizes at recapture, or the increments, against the sizes at the time of release. This commonly gives a straight line, the constants of which are the parameters K and L_∞ of an asymptotic growth curve. The method was illustrated for cod (12) and scallops (44). The data for whelks (28) were also treated in this way for a series of time periods, including portions of a year, and with consistent results.

A more efficient method is to plot the increments per unit time at liberty against the mid-sizes between the sizes at time of marking and at subsequent recapture. This was illustrated for *Tilapia* (41). In this case the method proved useful in separating males from females on the basis of differing growth parameters when sex could not be determined directly. Holt thought that the K values thus obtained were not inconsistent with other growth data for this species. Gerking wondered whether monthly variations in growth could have affected this analysis; Gulland thought not, as the data referred to many months pooled.

The practical difficulty in estimating the asymptotic size from a graph of initial length against recapture length ("Walford plot") was discussed. It was pointed out that plotting increments instead of initial lengths permits easier estimation. Le Cren remarked that for larger fish the plot of l_t against l_{t+1} frequently tended to become parallel with the bisector, rather than intersect it; this phenomenon has several possible causes including change in K and/or L_∞ with size, and biases in age determination at higher ages.

Knowledge of growth increments, or the parameters K and L_∞, estimated from tagging data can sometimes be used to discriminate between alternative hypotheses concerning the interpretation of age readings. Thus, tagging studies seem to support the "slow-growth" hypothesis for redfish (32), although this support is perhaps weakened by the fact that growth of tagged fish is even slower than would be expected from the "slow-growth" age interpretations.

Holt suggested that even if marking affected one growth parameter (the asymptotic size, L_∞) by, for example, interfering with feeding, the slope of the regression of increment per unit time on mid-size might still be used to check age determinations, or to provide estimates of K for use in population studies in cases where age determination was not possible. He observed that discrimination between age-reading hypotheses may also be possible when information about size at liberation is not available, though this is not strictly a question of growth. Thus, the numbers of laminations in earplugs of tagged baleen whales recaptured many years after marking provide evidence that the number of laminations laid down per year is on the average less than two, which was presumed to be the number from other evidence.

The Crustacea are a special case, since normally tagging can here be used only to estimate the increment per moult; alternatively the moulting frequency may sometimes be estimated from rate of disappearance of tags attached in such a way that they are lost at moulting (29). Determinations of growth per moult and of moulting frequency, both as functions of size or age, provide data for growth rate estimates, and one or both of these factors may be estimated by tagging. For example, the growth per moult was obtained by tagging king crab (10) and related to moult frequency estimated by other means. Such data give growth rates and age estimates on a true time scale, the origin of which is, however, not usually known. Knowledge from tagging of growth during early stages is useful to estimate age at recruitment in crustacea (42). Costello enquired whether attempts to determine the age of king crabs from eyestalk structure had been continued; apparently they have not.

Finally, it was pointed out that in relation to growth studies, tagging or marking experiments may be used to estimate growth, to study the effect of tagging on growth, or to check age determinations. The effect of tagging on growth may be observed in order to improve tagging methods or to correct the results of experiments to estimate growth, or as part of an evaluation of the general suitability of different types of tags for other purposes including mortality estimation. It should be noted that in general these different objectives of tagging experiments concerning growth and age cannot all be achieved simultaneously. It might be possible, however, to establish that a particular type of tag had, for example, no effect on growth in a stock or species for which age determinations were available (by tank experiments and age analysis of catches), and to conclude that the same type of tag would therefore probably be useful to estimate growth rate, and hence age composition, in another stock or a related species for which age determinations were for some reason not available.

Section 2.2

Estimation of mixing, dispersal and migration; stock identification

Rapporteurs: L. M. Dickie and W. Templeman

Two papers (15, 49) dealt specifically with the definition and measurement of directional and random components in fish movements, as reflected both in tag returns and in changes in population parameters. Estimates of coefficients for the random "mixing" components derived from tag returns may be high and can be checked against estimates of the amount of mixing necessary to produce observed changes in variance of length at age (15). Estimates of the random component from tagging are used to correct observed "loss" rates of tags for deriving mortality rates (49) (see Section 2.3). Discussion of the tagging results revealed that different investigators have favoured different methods of weighting, including equal weights to all returns, weighting by time at liberty, and stratification of runs in schools by time or space. Results of the studies show seasonal changes in both the directional and random components of movement. While these changes may be related to environmental variables, e.g. temperature, the magnitude of change in both components is often too great to suggest direct cause-effect relations.

A number of papers dealt with the general subject of "homing" in species other than salmon (7, walleye; 20, sole; 21, char and perch). In these species tagging experiments on spawning concentrations showed that there may be extensive mixing in the periods between spawning periods, but in subsequent spawnings there is a strong tendency for fish to return to the precise local area of tagging, and apparently at the same time during the seasonal cycle as when originally tagged. Hile related similar experience with lake trout of Lake Michigan.

Scallops (44) and whelks (28) show almost no straying from point of release, even after several years, although observations of individuals show that they are by no means inactive. Adjacent stocks of king crabs appear to mix little with each other despite marked inshore-offshore movements associated with spawning (10). There is no mixing between stocks in the Bering Sea and those south of the Alaska peninsula.

Upstream migrations of fall-run chinook salmon were traced in detail for periods of up to 15 hours, using a sonic tag (14). In the examples discussed the fish appeared to move upstream along paths near shore. There was no indication of aberrent behaviour with the relatively high sound frequencies used.

Recent developments in the use of natural distinguishing features such as parasites (6, 52) and blood groups (50) in identifying stocks were reported. Five criteria were proposed for the use of parasites as stock indicators (6), namely, (a) high rate of infestation, (b) simplicity of life history, (c) adequate length of life cycle, (d) stability, (e) wide environmental tolerance. Several species of myxosporidian gall-bladder parasites of whiting in the North Sea and of haddock at the Faroe Islands were shown to meet these criteria sufficiently well to serve as biological stock indicators (6). Results of the analyses indicate that the southern and northern North Sea whiting stocks are virtually distinct except in the region of the Dogger Bank; and that those in the northern North Sea are in turn separate from the Faroese whiting. Similarly, haddock occupying the Faroe Islands shelf appear to separate from those occupying the outlying banks. The incidence of occurrence of adults of *Lernaeocera* on cod may be used to distinguish between stocks that regularly move into the inshore water of Newfoundland, and those which remain all year round on the offshore banks (52). Kasahara reviewed studies of the distribution of sockeye salmon from Bristol Bay, Alaska, using the parasite *Trianophorus* which occurs only on salmon from this area. It was reported that Dr. Sindermann has published some results on the successful use of frequency of parasite occurrence and blood groupings to distinguish stock units in the Gulf of Maine herring populations. Larkin and Costello reported that attempts are now being made to develop deliberate inoculation by parasites as a marking technique. Bertelsen mentioned the promising results obtained by Dr. K. Sick (University of Copenhagen) from the application of zone electrophoresis techniques to the analysis of fish haemoglobin for racial studies*.

In recent use of blood type groupings for identifying stocks (50), antigens are found for all alleles of the gene complex studied. The technique provides a powerful tool for identifying stocks and measuring the degree of mixing. In discussion it was pointed out that antigen production from animals had been a major obstacle until the recent introduction of phytoaglutinants, primarily from bean juices.

Section 2.3

Estimation of population size and mortality rates

Rapporteurs: J. A. Gulland and E. D. Le Cren

Papers in this section described a wide range of situations in which, by various methods, estimates of population size or mortality rates could be obtained. In the simplest situation, when both tagging and recapture is done by the experimenter, the population size may be estimated by the Petersen (or Lincoln index) method and its modifications; the theory was

* A preliminary account of this work has since been published; K. Sick, Haemoglobin Polymorphism in Fishes; Nature, 192, (4805), 2. Dec. 1961.

reviewed (58), and the method applied to both freshwater (21) and marine fish (31) and, with extensions to cover returns by commercial fishermen, to molluscs (28) and crustacea (29). A theoretical value of the variance of the estimate may be obtained (56), but Robson considered that as the model was deterministic, the true variance would be greater than this theoretical value. The model gave biased estimates (4) if there is a correlation between the probability of being tagged and of appearing in subsequent samples; this bias may be severe when there is direct gear selection for tagged fish (e.g. Petersen discs caught by gill net (26)). With simple extensions, mortality or recruitment rates can be estimated (58) though in many situations it may be unrealistic to assume that recruitment is proportional to the population present. If the population is constant, then the decline in the proportion of tagged individuals (essentially due to recruitment) may be used as an estimate of mortality (31).

More generally, the decline in numbers of tagged individuals, or, better, number per unit effort, will give a total loss rate (10, 13, 22, 35). This will include the fishing and natural mortality rates typical of the population, but also shedding or other loss of tags, or extra mortality among tagged individuals, and, particularly if returns within only a small area are considered, a factor due to emigration (35). By extrapolation to time zero, or otherwise, an estimate of fishing mortality, or mortality per unit fishing intensity, can be obtained, and from independent estimates of total mortality the natural mortality can be estimated (8, 10, 22, 35). Such estimates have been in reasonable agreement with those by other methods for North Sea plaice (35), Bering Sea king crab (10), maskinonge (62), whelks (28) and scallops (44).

Another check is to relate the estimated fishing mortality from tag returns to the fishing intensity (effort per unit area) in the region of tagging; this has given a better fit than relating mortality from age data to fishing intensity (8).

In special situations, tags may be recovered after the tagged individual dies; this may help to give estimates of mortality due to tagging or natural mortality, or to eliminate all losses except those due to fishing (28, 44).

Fishing mortality may also be estimated by assuming various values of the loss rate, and from this, plus the known returns, computing the surviving population of tagged fish; the proportion of this returned in any time interval may be correlated with the fishing effort in the interval (13).

Tagging has also been used to give estimates of catches not otherwise reported (7), though this depends on having equal probability of tag reporting by all sections of the fishery.

A further specialised use of tagging involves fishing where a known number of tags have been seeded in a small area, to give the efficiency of the fishing gear on a population of known density. Dickie reported that by this technique it has been shown that on rough ground scallop dredges have efficiencies as low as 10 per cent.

Classification of Contributions by Agenda Topics

Contribution	Agenda topic 1.1 Tags & attachments	1.2 Fish-condition, capture method, etc; tagging mortality	1.3 Recovery of tags	2.1 Growth	2.2 Mixing, dispersal, migration	2.3 Population size & mortality rates
No. 1 (Marr, J. C.)	(x)	x				
No. 2 (Nielsen, J.)	x					
No. 3 (Horsted, S. A.)			x			
No. 4 (Junge, C. O.)						x
No. 5 (Holt, S. J.)			x			
No. 6 (Kabata, Z.)					x	
No. 7 (Crowe, W. R., E. G. Karvelis, and L. S. Joeris)					(x)	x
No. 8 (Myhre, R. J.)	(x)	(x)	x			x
No. 9 (Thompson, J. M.)	x					
No. 10 (Cleaver, F. C.)	(x)			x	(x)	(x)
No. 11 (Trefethen, P. S. and A. J. Novotny)	x					
No. 12 (Kohler, A. C.)				x		
No. 13 (Dickie, L. M.)		x	(x)			x

Contribution	Agenda topic 1.1 Tags & attachments	1.2 Fish-condition, capture method, etc; tagging mortality	1.3 Recovery of tags	2.1 Growth	2.2 Mixing, dispersal, migration	2.3 Population size & mortality rates
No. 14 (Trefethen, P. S.)	(x)				x	
No. 15 (Jones, R.)					x	
No. 16 (McCracken, F. D.)	x		(x)			
No. 17 (Wise, J. P.)	x	x				
No. 18 (Beverton, R. J. H. and B. C. Bedford (a))		x				
No. 19 (Parker, R. R., E. C. Black and P. A. Larkin)		x				
No. 20 (Kotthaus, A.)		(x)		x	(x)	
No. 21 (Le Cren, E. D. and C. Kipling)	(x)				x	x
No. 22 (Allen, K. Radway (a))		x				(x)
No. 23 (Costello, T. J.)		x		(x)		
No. 24 (Hartt, A. C.)	(x)	(x)				
No. 25 (Williams, T.)		x				
No. 26 (Andersen, K. P. and O. Bagge)	(x)	(x)		(x)		x
No. 27 (Hansen, P. M.)		x		(x)		
No. 28 (Hancock, D. A.)	(x)			x	(x)	x
No. 29 (Simpson, A. C.)		x		(x)		(x)
No. 30 (Jensen, A. C.)		x	(x)	(x)		
No. 31 (Kelly, G. F. and A. M. Barker (a))						x
No. 32 (Kelly, G. F. and A. M. Barker (b))				x		
No. 33 (Fritz, R. L.)			x			
No. 34 (McDermott, J. P. and R. Livingstone, Jr.)		x				
No. 35 (Gulland, J. A. (a))						x
No. 36 (Gulland, J. A. (b))	x					
No. 37 (Paulik, G. J. (a))		x				
No. 38 (Paulik, G. J. (b))			x			
No. 39 (Gerking, S. D.)	x					
No. 40 (Margetts, A. R.)			x			
No. 41 (Garrod, D. J.)				x		
No. 42 (Hayes, M. L.)				(x)		
No. 43 (de Veen, J. F.)	(x)		x			
No. 44 (Posgay, J. A.)	(x)		x	x	(x)	(x)
No. 45 (Templeman, W.)	x		(x)			
No. 46 (Mather, Frank J., III)	x					
No. 47 (Templeman, W. and T. K. Pitt)	x		(x)			
No. 48 (Sandeman, E. J. and E. I. S. Rees)		x				
No. 49 (Schaefer, Milner B., B. M. Chatwin and G. C. Broadhead)		(x)			(x)	(x)
No. 50 (Marr, John C. and Lucian Sprague)					x	
No. 51 (Aslanova, N. E.)	x					
No. 52 (Templeman, W. and A. M. Fleming)					x	
No. 53 (Ancellin, J.)	x		(x)			
No. 54 (Letaconnoux, R.)	(x)					
No. 55 (Allen, K. Radway (b))						x
No. 56 (Eipper, A. E., J. L. Forney and D. S. Robson)					(x)	x
No. 57 (Parrish, B. B. and G. McPherson)	x		(x)	(x)		
No. 58 (Pope, J. A.)					(x)	x
No. 59 (Beverton, R. J. H. and B. C. Bedford (b))		x				
No. 60 (Wilimovsky, N. J.)	x					
No. 61 (Reintjes, John W.)	x					
No. 62 (Muir, B. S.)						x

x — mainly relevant
(x) — incidental reference
General descriptive papers: 7, 42, 51

Introduction

Il y a plus d'un demi-siècle, l'éminent biologiste danois de la pêche, C.G. Petersen, a le premier marqué des plies en leur attachant un disque en os numéroté. Depuis ce jour, les techniques de marquage sont devenues un outil indispensable pour l'étude des populations de poissons; il existe à l'heure actuelle très peu d'espèces de poissons d'une importance commerciale majeure qui n'aient pas été marquées d'une manière ou d'une autre et cette technique a été étendue aux mollusques, crustacés et mammifères marins. Son application a donné des résultats qui vont du coup de théâtre des découvertes sur les migrations de poissons, telle que celle du hareng atlantico-scandinavien entre la Norvège et l'Islande et celle de la morue entre le Groënland et l'Islande jusqu'aux évaluations moins spectaculaires mais d'une importance vitale des taux d'abondance, de croissance et de mortalité des populations de poissons exploitées.

Mais il arrive souvent qu'une technique qui offre, en théorie, de grandes possibilités, présente également certaines difficultés pratiques inhérentes qui font qu'elles n'apportent pas au chercheur un bonheur sans mélange; le marquage n'est pas une exception. Quels que soient l'ingéniosité de la marque et de la manière dont elle est attachée au poisson et le soin avec lequel est organisée l'expérience, le chercheur a toujours l'inquiétante arrière-pensée qu'il ne peut être sûr que le poisson marqué pris individuellement ou la population de poissons marqués qu'il crée auront le même comportement que les poissons non marqués à l'état naturel. La marque peut entraîner la mort prématurée du poisson ou peut tomber. Le fait d'attraper le poisson pour le marquer peut le rendre anormal plus tard. La présence d'une marque peut rendre le poisson plus vulnérable aux prédateurs ou rendre sa capture par des engins de pêche plus facile. La manière dont les poissons marqués sont répartis dans la population et l'efficacité du processus de récupération sont terriblement importants pour déterminer le degré de confiance que l'on peut accorder aux résultats des recaptures pour l'estimation de la population.

Plus les applications de la technique de marquage sont devenues variées et les questions posées par les renseignements obtenus plus insistantes, plus les imperfections de la technique se sont révélées apparentes et sérieuses. Au cours de la dernière décade, on a vu des experts des pêches de nombreuses parties du monde relever le défi qu'elles présentent de différentes façons. Un pas en avant a été fait lorsqu'on a imaginé de nouvelles sortes de marques et d'attaches qui causent moins de mal au poisson mais sont plus facilement détectées, soit par les pêcheurs, soit par des moyens moins directs. On a fait beaucoup dans ce domaine et on réussit maintenant à marquer des espèces de poissons qui il n'y a pas si longtemps auraient été considérées comme ne pouvant s'adapter à cette technique; il faut toutefois songer, pour revenir à plus de modération, que l'on n'a pas encore découvert de meilleure marque pour le poisson plat que le simple disque plat inventé par Petersen.

Il reste sans aucun doute beaucoup à faire pour améliorer les marques mais on admet que le concept d'une marque "parfaite" reste probablement une illusion et qu'il est plus important de chercher à perfectionner les autres aspects de la technique. C'est pourquoi on a attaché son attention sur les aspects pratiques du marquage en notant par exemple l'état du poisson au moment où il est relâché, en observant l'effet des marques par des tests en bassin et en mesurant directement l'efficacité du processus de récupération des marques; d'autres progrès ont été faits sur le plan surtout théorique et ont eu pour but d'éliminer les incertitudes de la technique en développant de nouvelles méthodes d'analyse des résultats. Le thème qui apparaît en filigrane dans les dernières recherches sur les sources des déviations et incertitudes du marquage peut en fait être résumé par la formule suivante "éliminez-les si vous pouvez, et si vous ne pouvez pas, mesurez-les".

Comme des recherches de ce genre étaient effectuées en grande partie de façon indépendante dans de très nombreux laboratoires et pays, le Comité des recherches et statistiques de l'ICNAF a décidé, à sa réunion de 1959, qu'il serait utile de tenir un symposium consacré essentiellement aux progrès récents survenus dans les techniques du marquage sur le plan à la fois théorique et pratique. La portée de ce symposium n'a pas été limitée par zone ou espèce - qui sont des distinctions quelque peu artificielles du point de vue technique - et on a invité un grand nombre de gens et d'organisations, en dehors de ceux qui assistent normalement aux réunions de l'ICNAF, à apporter leur contribution. La réponse a été des plus encourageantes; un total de 62 contributions a été reçu, presque toutes ayant été spécialement rédigées pour le symposium;

quant au symposium lui-même qui s'est tenu au laboratoire des pêches à Woods Hole en mai 1961, nous avons réussi à avoir plusieurs experts de différentes parties du monde en plus de ceux nombreux en provenance des pays membres de l'ICNAF.

Les contributions du symposium constituent la majeure part de la présente publication et à part quelques petites annotations, sont reproduites ici sous leur forme originale et numérotées dans l'ordre où elles ont été reçues. Au symposium lui-même, un plan différent a été suivi et on nous permettra peut-être une petite digression ici pour expliquer les pages qui suivent l'introduction. La question a été divisée en deux sujets essentiels, eux-mêmes subdivisés en trois avec deux rapporteurs pour chaque, de la manière suivante :

1. Méthodes et efficacité du marquage et des récupérations de marques

1.1 Efficacité des différents types de marques et attaches (Rapporteurs : E. Bertelsen et V.M. Hodder)

1.2 Influence de l'état du poisson, des méthodes de capture et de manipulation, de l'état de la mer sur les taux de retour; mortalité due au marquage (Rapporteurs : A.C. Jensen et R.L. Fritz)

1.3 Estimation et amélioration du rendement et du retour des marques capturées (Rapporteurs : F.D. Mc Cracken et A.C. Kohler)

2. Analyse des résultats des expériences de marquage

2.1 Estimation de la croissance (Rapporteurs : S.J. Holt et R.C. Hennemuth)

2.2 Estimation des imbrications, dispersions et migrations; identification du stock (Rapporteurs : L.M. Dickie et W. Templeman)

2.3 Estimation des tailles de la population et des taux de mortalité (Rapporteurs : J.A. Gulland et E.D. Le Cren)

En prenant seulement dans chaque contribution les parties intéressant le sujet discuté, les rapporteurs ont pu - grâce à la coopération des conférenciers dont certains ont commenté leurs papiers à différentes occasions - préparer des comptes rendus sur les grandes lignes des contributions et de la discussion sur chaque sujet; ces comptes rendus figurent dans les pages qui suivent l'introduction. Aux pages 13-14, figure également un tableau indiquant où l'on peut trouver les références petites ou grandes à chaque sujet à l'ordre du jour dans les différentes contributions dont la liste par séries figure aux pages 1-4.

Je me rends compte que la présente publication n'est en aucune manière un exposé complet de tout ce qui se passe dans le domaine de la recherche en matière de marquage; mais j'espère que le symposium a eu une portée suffisamment grande pour que ses travaux soient utiles à la fois aux chercheurs expérimentés et à ceux qui commencent des recherches sur les dynamiques de population de poissons et souhaiteraient avoir une idée des possibilités et limites de la technique du marquage.

En conclusion, je voudrais remercier personnellement le Dr H.W. Graham et le personnel du laboratoire des pêches de Wodds Hole, le Dr Erik Poulsen et le Secrétariat de l'ICNAF et les Rapporteurs pour l'aide précieuse qu'ils ont apportée en préparant et organisant le symposium. La charge de la révision des contributions a été partagée entre le Dr H.W. Graham, le Dr W. Templeman et M. J.A. Gulland tandis que ma collègue Miss R. Bedford a assuré la préparation des manuscrits pour l'impression. Je suis très reconnaissant de leur aide à tous.

R. J.H. Beverton
(Président)
19 février 1962

Comptes rendus des rapporteurs

Section 1.1

Efficacité des différents types de marques et d'attaches

Rapporteurs : E. Bertelsen et V.M. Hodder

On ne pouvait s'attendre à ce que la discussion des points figurant sous cette rubrique permette de conclure d'une façon générale qu'un type de marque était supérieur à un autre. Une telle marque idéale, qui convienne à tous les genres de poissons et à tous les emplois n'existe pas. Comme on pouvait s'y attendre, il est apparu clairement que le type de marque ou d'attache à utiliser dans une expérience dépend de la réponse faite aux questions suivantes : que marquez-vous, où marquez-vous, pourquoi marquez-vous et comment les marques peuvent-elles être recupérees ?

Suivant la méthode de recupération du poisson marqué, les expériences peuvent se diviser en trois groupes principaux dont chacun exige des marques différentes :

I - Récupération par les pêcheurs

a. marques extérieures
b. grandes marques internes

II - Récupération par des chercheurs

a. marques de mutilation
b. taches et tatouages
c. petites marques internes
d. isotopes
e. marques par sonar

III - Récupération par des moyens physiques

a. marques magnétiques
b. marques radioactives
c. marques fluorescentes

Les trois groupes se chevauchent. Par exemple, un marquage intensif, de la propagande et des récompenses élevées font que les pêcheurs récupèrent des marques de type II a et b en nombre assez éleve pour que ce système soit satisfaisant du point de vue pratique (exemple : taches sur les crevettes (23); marques internes combinées avec des tatouages chez les plies (26) et combinées avec l'ablation des nageoires chez la truite (Bertelsen).

I - a) Comme presque toutes les expériences de marquage de la zone de l'ICNAF sont basées sur des recaptures de poissons marqués effectuées par les pêcheurs, la plupart des documents présentés concernent les marques conçues à cet effet et la comparaison des différentes marques externes utilisées pour l'églefin (30), la morue (2, 16, 17, 25, 45, 47), le merlan (25), le saumon (2, 24), la plie et la sole (25, 26, 43), le flétan (8), le thon (1, 46, 54) et le hareng (53, 57) ont fait l'objet de descriptions et de discussions.

L'efficacité des marques externes dépend essentiellement de la mortalité due au marquage, de la perte des marques et du risque que les marques ne soient pas visibles après la recapture; mais d'autres facteurs peuvent également avoir une influence sur l'effet produit, comme la modification du comportement, le taux de la croissance et les possibilités de capture (c'est-à-dire la mortalité de pêche) du poisson qui doit être marqué. Pour cette raison, le type de marque et de méthode de marquage doit être choisi en fonction de la vigueur du poisson (espèce et taille) et du type de pêche. On ne peut donc en tirer que peu de règles générales; par exemple, les comparaisons entre les types de marques tendent à prouver que les marques solidement fixées (disques de Petersen, marques Spaghetti, etc.) sont supérieures aux marques pendillantes (marques hydrostatiques, étiquettes, fanions, banderoles, etc.) (2, 16, 17, 25, 26). Les courroies de métal (16) et les disques attachés par un élastique (22, 25, 57) se décrochent plus souvent et relèvent le niveau de la mortalité dû au marquage.

Par ailleurs, la comparaison entre les matériaux dont sont faites les attaches montre que l'on n'a pas découvert de matériau supérieur à l'acier inoxydable (16, 25, 36) sauf peut-être le titanium et le tantalium (25 et Hile). La position de la marque sur le poisson agit également à des degrés différents sur l'efficacité.

On fait varier quelquefois trop de facteurs dans les comparaisons de marques ce qui accroît la difficulté d'établir quel est le facteur responsable des différences constatées dans les taux de récupération. Le double marquage s'est révélé une méthode utile pour déterminer le taux des pertes de marques (8, 36).

b) De grandes marques internes peuvent, dans certaines circonstances, être utilisées dans les expériences du premier groupe. Bien que la perte due au fait que le poisson recapturé échappe à l'attention est plus grande qu'avec les marques externes, cette méthode doit être recommandée dans des cas spéciaux (45, 47) parce qu'elle

* Les chiffres entre parenthèses représentent les numéros de série des contributions.

réduit la mortalité due au marquage et que surtout le risque de décrochage des marques et les effets produits sur la biologie et les possibilités de capture sont insignifiants.

II - Dans les expériences où les poissons marqués sont attrapés et récupérés par les chercheurs, on peut utiliser des marques beaucoup moins visibles ou même complètement cachées et qui de ce fait agissent beaucoup moins sur la mortalité et la biologie du poisson. Plusieurs de ces méthodes sont décrites et discutées à savoir l'ablation ou le percement des nageoires (21), les taches et tatouages (23, 26, 39), les marques internes (22, 26); une marque sonore spéciale pour les études de comportement (14) et les mutations (salmonidés albinos, kasahara, verb. comm.).

III - Dans certaines pêcheries spécialisées où l'observation individuelle et la manipulation du poisson est impossible, on a imaginé des dispositifs qui permettent de récupérer les marques ou les poissons marqués par des moyens physiques. Une nouvelle méthode utilisant des marques radioactives a été décrite et discutée (60).

IV - Les méthodes de marquage des crustacés et mollusques ont été décrites et discutées. Les taches sur les crevettes se sont avérées efficaces (23) et pour les crabes et les langoustes les marques extérieures qui peuvent subsister après la mue ont été décrites (10, 29). Les marques extérieures pour les coquilles Saint-Jacques (44) et la peinture résistante à l'eau pour les buccins (28) ont été employées avec succès.

Section 1.2

Influence de l'état du poisson, des méthodes de capture et de manipulation et de l'état de la mer sur les taux de retour, mortalité par marquage

Rapporteurs : A.C. Jensen et R.L. Fritz

Ce point de l'ordre du jour concernait les facteurs physiques qui affectent le succès des expériences de marquage. Les facteurs examinés dans les documents se rangent en quatre grandes categories :

a) Condition physique du poisson au moment où il est relâché, y compris les effets de la capture et de la manipulation;

b) Température de la mer au moment où le poisson est marqué;

c) Facteurs physiologiques, en particulier la formation de substances toxiques dans le sang du poisson;

d) Techniques théoriques pour estimer la mortalité due au marquage.

En ce qui concerne la catégorie a), plusieurs contributions ont montré que, pour certaines espèces, l'apparence du poisson marqué au moment où il est relâché ainsi que son activité avaient un effet significatif sur le taux de retour (18, 20, 24, 34, 53, 57). Le critère de "condition" différerait quelque peu suivant les espèces mais le degré d'écaillement apparaîtrait comme étant généralement le plus significatif. Il ressortait de ces études une importante conclusion selon laquelle il serait précieux pour interpréter convenablement les expériences de marquage, de recueillir des renseignements sur le taux de retour des poissons en condition imparfaite au moment où ils sont relâchés.

Plusieurs allusions (voir 18, 24, 34) ont été faites à la difficulté de marquer le jeune poisson. La preuve a été faite (18) que ces derniers étaient plus facilement abîmés. Au cours de la discussion, on a signalé que la sélectivité du chalut et le rejet à la mer du petit poisson pourraient également être responsables, dans certaines circonstances, de la baisse du niveau des retours qui a été constaté (Mc Cracken).

On a noté que certaines espèces, surtout celles qui ont des vessies natatoires fermées comme la morue, l'églefin, le merlan et le sébaste, offrent une difficulté spéciale qui tient au risque de distension ou d'éclatement des vessies natatoires lorsque les espèces sont capturées à une certaine profondeur. Dans ce cas, le poisson marqué doit être descendu dans un caisson à la profondeur voulue avant d'être relâché (18, 48) ou il faut percer ses vessies natatoires avant de le relâcher (Grosslein) alors que la preuve a été faite qu'un petit trou dans une vessie natatoire peut se cicatriser, on ignore si la cicatrisation est possible en cas de rupture sérieuse de cette vessie ou si ce dommage est une cause significative de mortalité.

La technique qui consiste à conserver le poisson marqué dans des bassins avant de le relâcher, à la fois pour réduire et mesurer la mortalité initiale due au marquage, a été discutée dans plusieurs contributions (voir 8, 24, 59). L'analyse du taux de retour suivant le temps passé dans les bassins s'est révélée importante pour certaines espèces. Pour le thon (1, 49) le temps de manipulation devient très critique au bout d'une période allant jusqu'à 20 secondes après la capture.

Sur le sujet b), il est apparu que l'élévation de la température de l'eau avait un effet contraire sur le succès des expériences de marquage, aussi bien pour les poissons de fond (17, 26 et 30) que pour les espèces pélagiques (49). En ce qui concerne la morue et l'églefin, on peut rapprocher ce problème du cas où le poisson est tiré rapidement du fond de l'eau froide jusqu'à la surface de l'eau relativement chaude. Dans le cas du thon, l'hyperactivité des poissons qui se trouvent à la surface chaude de l'eau contribue probablement à l'élévation du taux de mortalité. Il y aurait peut-être avantage à marquer les poissons de fond à une saison où la colonne d'eau est froide et isotherme et les poissons pélagiques au moment où les eaux de la surface sont froides.

Chez le saumon, la fabrication de lactates dans le sang jusqu'à des niveaux toxiques, due à l'hyperactivité du poisson au moment où il est capturé pour être marqué contribue à la mortalité (19). L'exposition à l'air et l'emploi de substances narcotiques au moment du marquage contribuent également à la formation d'acide lactique (Larkin). L'eau froide peut ralentir l'activité générale du poisson et réduire ainsi la formation d'acide lactique; l'eau est souvent froide pendant la période de frai de beaucoup de poissons (Le Cren). On a indiqué que l'expérience avait prouvé que le poisson marqué était plus susceptible d'être victime des prédateurs.

On a présenté des techniques théoriques pour évaluer les pertes de type 1), (13, 37). Elles se basent essentiellement sur une analyse de la différence du taux de retour entre les lots de poissons marqués à différents intervalles pendant ou avant la saison de pêche.

Au cours de la discussion générale les effets de l'ablation des nageoires comme technique de marquage ont fait l'objet de mentions spéciales. Cette méthode de marquage soulève un certain nombre de questions qui concernent la quantité de nageoires à supprimer, le choix de la nageoire et l'effet éventuellement produit par la suppression de la nageoire sur l'aptitude à nager du poisson. L'ablation des nageoires est surtout utilisée pour les poissons d'eau douce et quelques espèces marines qui ont une valeur commerciale élevée et qui, de ce fait, font l'objet d'une manipulation plus ou moins individuelle. On a signalé l'ablation des nageoires conjuguée avec une marque interne (Bertelsen) et l'emploi d'une poinçonneuse de tickets de chemin de fer pour percer des trous reconnaissables (Le Cren). Si les nageoires sont coupées de si près qu'il tombe une goutte de sang, la marque sera encore reconnaissable au bout d'un peu plus d'un an (Mc Cann). On a noté qu'une expérience de marquage à grande échelle utilisant la méthode de l'ablation des nageoires avait été organisée en 1961 à propos d'une étude sur le saumon chinook (Zimmer).

Section 1.3

Estimation et amélioration du rendement et du retour des marques recapturées

Rapporteurs: F.D. Mc Cracken et A.C. Kohler

Au cours de la réunion annuelle de l'ICNAF de 1959, on a reçu et discuté les exposés soumis par différents pays sur les méthodes de publicité utilisées par eux pour assurer le retour des marques. Ils ont fait l'objet d'un rapport paru dans le "Red Book" de 1959 (Mc Cracken, page 22). On a examiné au cours du présent symposium différentes techniques susceptibles à la fois d'améliorer et d'évaluer le rendement des récupérations et des rapports sur les marques recapturées. On a signalé (3, 16) qu'il y avait de grandes différences entre les retours en provenance de flottes appartenant à des pays différents exploitant le même stock et on a suggéré des méthodes pour déterminer les facteurs de conversion à appliquer aux retours provenant de flottes et méthodes de pêche différentes. On a fait ressortir au cours de la discussion certains des dangers inhérents à l'emploi des facteurs de conversion. Il s'agit surtout des effets des variations de la publicité en vue d'essayer d'améliorer les retours et des variations possibles du rendement de la récupération et des rapports suivant le type de marque.

On a décrit (33, 57) les variations constatées entre les retours en provenance de pêcheries où, si une seule espèce est exploitée, les captures sont opérées de façons différentes. Les marques extérieures qui se sont avérées utiles pour le poisson manipulé individuellement ont donné des retours assez bas pour le poisson manipulé en vrac, quand on les compare avec les marques internes détectables par des moyens mécaniques. Les marques "combinées" écossaises et les techniques norvégiennes de double marquage ont été utilisées pour essayer de répondre à cette double exigence (57).

Les variations enregistrées dans le rendement des retours en provenance de navires différents appartenant à la même flotte pourraient également être utilisées pour détecter les cas où aucun rapport n'a été adressé (43). Cependant, des exemples particuliers cités, on a pu conclure que la distribution régulière des poissons marqués était probablement responsable des différences constatées entre la distribution réelle des poissons marqués entre les navires et celle qui était attendue.

On a décrit (40) la façon de mesurer directement le rendement des rapports et de la récupération, en "éparpillant" au milieu des captures lorsqu'elles sont à bord ou exposées sur le marché, des poissons marqués d'un numéro connu. On a montré comment ces renseignements ajoutés à la connaissance des différentes sources d'où provient le poisson marqué permettent de faire une évaluation d'ensemble du rendement de la récupération, en exceptant les marques ramassées à bord sans qu'il soit fait de rapport.

Une autre manière de mesurer le rendement des rapports effectués par une flotte est basée sur l'idée de faire effectuer un rapport "parfait" par une petite portion de la flotte ou à partir d'une petite partie des captures totales (38). On a présenté des tableaux qui permettaient de déterminer le nombre de marques à mettre en circulation pour estimer le rendement des rapports avec toute la précision désirable.

On a attiré l'attention sur la possibilité d'appliquer les théories sur la publicité lorsqu'on organise une campagne publicitaire pour les retours de poissons marqués (5). Ainsi les recherches effectuées sur la publicité indiquent que des campagnes publicitaires intermittentes ont plus d'effet qu'une seule campagne continue. On a suggéré de faire des essais de l'application de cette théorie aux expériences de marquage.

Au cours de la discussion, on a noté que, bien qu'aucune contribution n'ait parlé des succès obtenus avec les systèmes de loteries, celui qui vient d'être introduit en Norvège avait eu un effet marqué sur le rendement des récupérations. On a signalé (Costello) qu'une loterie sur des retours de marques de crevettes a amélioré les retours d'environ 48 pour cent. On a noté cependant les dangers que présenterait ce système pour les eaux intérieures où le poisson pouvait être exploité pour la loterie (Le Cren, Zimmer).

Au cours de la discussion on a également signalé les effets des augmentations de récompenses. Le cas du marquage dans l'Océan du saumon du Pacifique fournit un exemple particulièrement frappant. Lorsqu'il était demandé par voie d'affiches sans promesse de récompense, de retourner à la fois la marque et le poisson, il y avait 2 pour cent de retour; avec une récompense de 5 dollars, 5 pour cent de retours tandis que la promesse d'une récompense de 25 dollars amenait le retour de 80 pour cent des marques accompagnées du poisson.

La conclusion générale a été que tout en mettant tout en oeuvre pour obtenir un coefficient de récupération aussi élevé que possible au moyen de la publicité et des récompenses, on doit également mesurer le rendement au moyen d'une ou plusieurs techniques si nécessaire.

Section 2.1

Estimation de la croissance

Rapporteurs : S.J. Holt et R.C. Hennemuth

La détermination du taux de croissance à partir d'expériences de marquage dépend normalement des possibilités de mesurer avec suffisamment de précision les tailles des animaux au moment où ils sont relâchés et celles des mêmes individus au moment de leur recapture. Quand les individus ne peuvent être identifiés au moment de la recapture, comme c'est le cas dans la majorité des expériences de marquage, on peut néanmoins apprécier d'une certaine manière le taux de croissance à partir des comparaisons des tailles moyennes au moment où les poissons sont relâchés et au moment de leur recapture, en faisant des estimations à partir des moyennes des mesures individuelles ou par un procédé de gradation (23).

Il peut être difficile, sinon impossible en pratique, de mesurer la taille des individus au moment où ils sont relâchés lorsqu'il s'agit d'animaux très délicats ou très sensibles ou très gros (baleine, requins, etc. 27). Même quand on ne rencontre pas de difficultés de ce genre, les mesures effectuées au moment où le poisson est relâché et à celui de sa recapture ne sont pas forcément effectuées avec la même précision. Ainsi, des poissons de mer recapturés sont généralement mesurés une fois morts plutôt qu'encore vivants et souvent quelque temps après leur mort et leur conservation dans la glace. Il semble possible que les soles rapetissent après leur mort (20) et on sait que cela arrive à d'autres poissons. Le Cren a observé que pour certains poissons d'eau douce au moins, le rapetissement dû à la mort était suivi d'un relâchement et d'une dilatation équivalents. De plus, la taille peut être mesurée à la recapture par des pêcheurs ou d'autres observateurs inexperimentés. Cette difficulté a été signalée (30) à propos de la pêche de l'églefin et plusieurs conférenciers en ont confirmé son existence dans d'autres cas. Les mesures, même lorsqu'elles sont effectuées par des observateurs entraînés, ne peuvent jamais être absolument précises, il y a toujours des erreurs d'observation qui peuvent quelquefois être sérieuses. Beverton a signalé que les erreurs de mesure seraient spécialement importantes dans le cas du poisson qui approche de la longueur asymptomique où la croissance est relativement lente.

Pour toutes les raisons indiquées ci-dessus, les augmentations apparentes de croissance entre le moment du marquage et celui de la recapture peuvent être faussées; elles peuvent en particulier être très inférieures à la croissance réelle et même dans certains cas négatives. On a donné des exemples de telles déviations pour les requins (27), les sébastes (32), les soles (20) et Tilapia (41). On a signalé que le fait de ne pas tenir compte des retours avec des augmentations négatives peut aussi bien augmenter la déviation que la réduire et Holt s'est demandé si cela avait eu un effet sur l'étude des Tilapia. On pourrait corriger généralement des erreurs de ce genre en se basant sur des expériences spéciales ayant pour objet de faire mesurer par des observateurs inexpérimentés les changements de longueur au moment de la mort ainsi que toute déviation constante, etc. Holt a signalé que si la déviation est indépendante de la taille de l'animal seule l'importance et non le coefficient angulaire du rebroussement de la courbe des augmentations par unité de temps ou taille moyenne est affecté (voir plus bas). En général cependant, la déviation est proportionnelle à la taille et dans ce cas les deux paramètres sont affectés dans une direction prévue d'avance.

Il semble qu'il puisse se produire une véritable diminution du taux de croissance ou même de la taille chez un poisson vivant, après le marquage. Ainsi de nombreux sébastes marqués, recapturés à plusieurs reprises vivants et mesurés dans des conditions comparables ont présenté des réductions de taille (32) bien qu'on ait signalé que certaines au moins des augmentations négatives pouvaient être mises sur le compte de la difficulté de mesurer un poisson vivant, de ce genre, à un millimètre près. Des soles marquées et mises en bassin ont rapetissé alors même qu'on leur donnait suffisamment de nourriture (20). On a noté que, dans les expériences effectuées en bassin, il faut observer la croissance sur des témoins non marqués, ce qui permet, semble-t-il en premier lieu, de distinguer les effets de la capture des effets de l'opération de marquage et de la marque elle-même.

Les effets du marquage sur la croissance de la morue ont été étudiés de cette manière (12). Dans ce cas, les poissons marqués et les poissons témoins nourris aux taux à la fois maximum et intermédiaire, avaient à peu près le même taux de croissance pendant une période de deux ans; les différences de croissance observées étaient peu conséquentes d'une année sur l'autre et n'etaient pas dues au marquage. Gulland a confirmé que la croissance de la morue marquée de la Mer du Nord concorde avec les données reçues sur la taille par âge des captures. La même concordance a été signalée dans un rapport (12) et dans un autre concernant les coquilles Saint-Jacques (44). Smith a signalé que la sélectivité de la pêche influe sur la taille moyenne par âge, ce qui ne permet pas de mesurer le taux de croissance. On pourrait calculer rétroactivement les tailles aux âges précédents. Hile a signalé que la pêche sélective peut également modifier le taux de croissance moyen réel mais c'est ce que les expériences de marquage se proposeraient également de mesurer. Il faut donc faire preuve de prudence pour interpreter et comparer. On doit également surveiller si possible la croissance du poisson marqué recapturé telle que la montrent leurs otolithes, écailles, etc.

Des marques différentes peuvent influer sur la croissance à des degrés différents et de manières différentes de même que l'engin utilisé pour capturer le poisson destiné à être marqué et la condition du poisson sont également, semble-t-il, significatifs. Une contribution (30) a fourni des données comparatives sur la croissance des églefins capturés en vue du marquage avec des lignes côtières et des chalutiers de pêche au large, marqués alternativement avec des disques de Petersen sur l'opercule, des marques spaghetti sur le dos et une combinaison d'ancres internes et de capsules hydrostatiques. L'effet différent produit sur la croissance permettrait de choisir entre ces deux marques qui, par ailleurs, seraient aussi utiles l'une que l'autre, celle qui devrait être preférée à l'autre. Beverton a indiqué que Tilapia, marqué dans le lac Victoria, a eu avec des marques operculaires une croissance nulle ou négligeable et avec des marques dorsales une bonne croissance. Le marquage ne semble pas influer sur la croissance des coquilles Saint-Jacques (44); une marque de contrôle est faite sur la coquille au moment du marquage et cette dernière est utilisée pour mesurer la croissance survenue.

Les effets du marquage peuvent être observes dans la structure des parties dures utilisées pour déterminer l'âge. Dans ce but, des otolithes de sébastes marqués ont été examinés (32) et ont permis de connaître les effets produits par des captures rejetées. Au cours de cette étude, les mâles et les femelles ont été traités séparément car les taux de croissance varient suivant les sexes. Le poisson recapturé trois fois semblait avoir un taux de croissance plus rapide que ceux qui ont été recapturés seulement une ou deux fois. La croissance du poisson resté en liberté trois ans ou plus semblait se rapprocher de celle du poisson non marqué. On a pensé que la lueur jetée par la marque operculaire brillante pourrait effaroucher la proie et de là réduire l'alimentation du poisson et par conséquent son taux de croissance. Mais en fait cet effet va en diminuant, la marque se ternissant après une immersion prolongée. Kohler a suggéré que l'on examine le contenu de l'estomac des poissons marqués et non marqués pour éclaircir ce point. Jonsson pensait que l'emploi de marques de la même couleur que le poisson ou du moins, moins visibles, pourrait supprimer cet effet; ce système n'est possible que si la recapture est faite expérimentalement et non par la pêche commerciale. Larkin s'est étonné qu'une marque puisse effrayer la proie la nuit mais apparemment la lumière est encore suffisante notamment la luminescence naturelle. On ne peut encore s'appuyer sur les données trop peu nombreuses fournies sur la croissance de Sebastodes et des autres scorpenidés pour confirmer le taux de croissance du débaste par des méthodes comparatives.

Le moyen le plus simple d'exploiter les renseignements sur les études de croissance est de porter en abscisse les augmentations et en ordonnée le temps passé en liberte comme cela a été fait pour les sébastes (32) et les soles (20) ou de calculer la croissance par unité de temps comme cela a été fait pour l'églefin (30). L'augmentation est elle-même généralement fonction cependant de la taille de l'animal et est plus faible pour les animaux les plus gros que pour les petits, comme il a été démontre à propos des soles (20). Kelly, à qui l'on avait posé la question, a répondu qu'il n'avait pas observé de rapport entre l'augmentation de croissance et la taille chez le sébaste (32) mais le registre des poissons marqués n'était pas très étendu.

Dans certains cas, on peut sélectionner les renseignements obtenus sur des retours de poisson qui ont été en liberté pendant un temps équivalent, si possible un an, deux ans ou plus et porter en abscisse leurs tailles au moment de la recapture ou les augmentations et en ordonnée leurs tailles au moment où ils ont été relâchés. Ceci donne généralement une ligne droite dont les constantes sont les paramètres K et L OO d'une courbe de croissance en asymptote. La méthode a été expliquée pour les morues (12) et les coquilles Saint-Jacques (44). Les données recueillies sur les buccins (23) ont été également exploitées de cette manière pour une série de périodes de temps, notamment des portions d'année, ce qui a eu des résultats probants.

Une méthode plus rentable consiste à porter en abscisse les augmentations par unité de temps passé en liberté et en ordonnée les tailles intermédiaires entre le moment du marquage et celui de la recapture. Cette méthode a été expliquée à propos de Tilapia (41). Dans ce cas, il s'est averé utile de séparer les mâles des femelles sur la base de paramètres de croissance differents quand le sexe ne pouvait être détermine directement. Holt a estimé que les valeurs K ainsi obtenues n'etaient pas incompatibles avec d'autres données sur la croissance de cette espèce. Gerking s'est étonné que des variations mensuelles de la croissance

puissent influer sur cette analyse; Gulland ne le pensait pas car ces données concernaient de nombreux mois mis ensemble.

On a examiné la difficulté pratique d'estimer la taille asymptotique à partir d'un graphique avec en abscisse la longueur initiale et en ordonnée la longueur à la recapture ("tracé de Walford"). On a fait observer que l'estimation est plus facile lorsque les augmentations sont portées en abscisses au lieu des longueurs initiales. Le Cren a noté que pour les gros poissons, le tracé obtenu avec l t en abscisse et l t + 1 en ordonnée tendait souvent à être parallèle à la bissectrice plutôt qu'à la coupe; ce phénomène peut avoir plusieurs causes et notamment des changements survenus aux paramètres K et/ou L OO suivant les tailles et des déviations survenues dans la détermination de l'âge et des âges plus élevés.

La connaissance des augmentations de croissance ou les paramètres K et L OO estimés à partir des données du marquage peuvent être quelquefois utilisés pour choisir entre plusieurs hypothèses sur l'interprétation des lectures d'âge. Ainsi, les études de marquage semblent renforcer l'hypothèse du "ralentissement de croissance" du sébaste (32) bien que le fait que la croissance du poisson marqué est encore plus lente que celle à laquelle on pourrait s'attendre d'après les interprétations de "ralentissement de croissance" suivant l'âge aille à l'encontre de cette hypothèse.

Holt a suggéré que même si le marquage influait sur l'un des paramètres de croissance (la taille asymptotique, L OO), en interférant par exemple avec l'alimentation, on pourrait encore utiliser la pente du recourbement des augmentations par unité de temps dans les tailles intermédiaires pour vérifier les déterminations de l'âge ou pour estimer K. On pourrait utiliser cette methode dans les études de populations pour les cas où la détermination de l'âge ne serait pas possible. Il a noté qu'on peut également choisir entre les hypothèses de lecture d'âge quand on ne dispose pas de renseignements sur les tailles au moment de la libération, bien qu'il ne s'agisse pas strictement d'une question de croissance. Ainsi, le nombre de strates découverts dans les tampons d'oreilles des baleines à fanons recapturées plusieurs années après leur marquage fournit la preuve que le nombre des strates déposées chaque année est en moyenne inférieur à deux, ce qui était le nombre auquel on avait abouti en utilisant une autre méthode.

Les crustacés sont un cas spécial puisque normalement le marquage ne peut être utilisé ici que pour évaluer l'augmentation de la croissance entre les périodes de mue; par contre, on peut quelquefois calculer la fréquence de la mue d'après le temps que mettent à disparaître les marques attachées de manière à être perdues au moment de la mue. Des déterminations de la croissance par la mue et de la fréquence des mues, toutes deux en fonction de la taille et de l'âge, fournissent des données qui permettent d'estimer le taux de croissance et un de ces deux facteurs peut être évalué par le marquage. On a pu, en marquant par exemple des crabes géants (10), obtenir des renseignements sur la croissance entre les périodes de mue et la rattacher à la fréquence de la mue elle-même évaluée par une autre méthode. Ces données fournissent les taux de croissance et les estimations d'âge sur une véritable échelle de temps dont l'origine n'est cependant généralement pas connue. Grâce au marquage ces connaissances obtenues sur la croissance aux premiers stades sont utiles pour estimer l'âge pour le recrutement des crustacés (42). Costello a demandé si les essais de détermination de l'âge des crabes géants à partir de la structure de l'orbite ont été poursuivis; il semble que non.

Finalement, on a signalé qu'en ce qui concerne les études de croissance, les expériences de marquage peuvent être utilisées pour évaluer la croissance, étudier les effets du marquage sur la croissance afin d'améliorer les méthodes de marquage ou corriger les résultats des expériences faites pour évaluer la croissance ou aider à évaluer si les différents types de marques peuvent en général servir à d'autres objectifs comme celui d'estimer la mortalité. On devra noter qu'en général les différents objectifs fixés aux expériences de marquage qui concernent la croissance et l'âge ne peuvent pas être atteints en même temps. On pourrait cependant établir qu'un type particulier de marque n'a par exemple aucun effet sur la croissance dans un stock ou chez des espèces dont on peut déterminer l'âge (par des expériences en bassin et des analyses de l'âge des captures). On pourrait en conclure que le même type de marque pourrait donc servir à évaluer le taux de croissance et de là, la composition par âge, dans un autre stock ou chez une espèce dont on ne pourrait pour une raison quelconque déterminer l'âge.

Section 2.2

Estimation des imbrications, dispersions et migrations, identification du stock

Rapporteurs : L.M. Dickie et W. Templeman

Deux documents (15, 49) ont traité spécialement de la définition et du moyen de mesurer les composantes des déplacements de poissons, que ceux-ci soient orientés ou erratiques, telles qu'elles apparaissent d'après les retours de marques et les changements survenus dans les paramètres de population. D'après les estimations faites à partir des retours de marques, le hasard peut être pour une grande partie responsable des "imbrications" qui se produisent entre les stocks. On peut confronter ces estimations avec celles qui ont été faites pour calculer le degré d'imbrication nécessaire pour produire les changements observés dans les variations de longueur par âge (15). On utilise les estimations du facteur "hasard" faites à l'aide du marquage pour corriger le taux de "perte" des marques afin d'en tirer le taux de mortalité (49) (voir sections 2 - 3).

Les résultats de ces etudes montrent que, suivant les saisons, les déplacements sont orientes ou erratiques. Bien que ces changements puissent être mis sur le compte des variations survenues dans le milieu ambiant comme la température, l'importance du changement survenu dans les caractères de ces déplacements est souvent trop grande pour suggérer une relation directe de cause à effet.

Plusieurs documents ont traité du sujet général du "homing" ches les espèces autres que le saumon (7, walleye; 20, sole; 21, omble chevalier et perche). Pour ces espèces, les expériences de marquage sur des concentrations de poissons en période de frai ont montré que l'imbrication pouvait être importante dans les périodes situées entre celles du frai mais qu'au moment du frai, le poisson avait fortement tendance à revenir à l'endroit précis du marquage et, semble-t-il, au même moment pendant le cycle saisonnier qu'à celui où il avait été marqué. Hile a relaté une expérience identique avec la truite du lac Michigan.

Les coquilles Saint-Jacques (44) et les buccins (28) ne s'écartent presque jamais de l'endroit où ils ont été relâchés, même après plusieurs années, bien que des observations faites sur des individus montrent qu'ils ne sont en aucune façon inactifs. Il y a peu d'imbrication entre des stocks adjacents de crabes géants en dépit des mouvements marqués qu'ils effectuent de la côte vers le large en rapport avec le frai (10). Il n'y a aucune imbrication des stocks de la Mer de Bering et de ceux situés au sud de la péninsule de l'Alaska.

Les remontées migratrices des saumons chinook ont été suivies en détail pendant des périodes allant jusqu'à 15 heures en employant des marques sonores (14). Dans les exemples discutés, le poisson semblait remonter le courant le long de la rive. On n'a enregistré avec les fréquences de son relativement hautes utilisées aucune indication d'un changement de comportement.

On a commenté les récents progrès enregistrés dans la méthode d'identification des stocks au moyen de traits caractéristiques naturels comme les parasites (6, 52) et les groupes sanguins (50). Cinq critères ont été proposés pour la détection des stocks au moyen des parasites (6), à savoir a) un taux élevé d'infestation, b) une vie historique simple, c) un cycle de vie d'une longueur appropriée, d) stabilité, e) grande tolérance au milieu ambiant. Plusieurs espèces de parasites myxosporidiens de la vésicule biliaire du merlan en Mer du Nord et de l'églefin aux îles Feroé ont paru remplir suffisamment ces critères pour fournir des indications biologiques sur les stocks (6).

Le resultat des analyses montre que les stocks de merlan du sud et du nord de la Mer du Nord sont virtuellement distincts sauf dans la region du Dogger Bank, et que ceux du nord de la Mer du Nord sont separes du merlan des Feroë. De la même façon, les eglefins qui occupent le plateau continental des îles Feroë semblent séparés de ceux qui occupent les bancs périphériques. On peut utiliser la presence accidentelle d'adultes de Lernaeocera sur la morue pour distinguer entre les stocks ceux qui se déplacent régulièrement vers les eaux côtières de Terre Neuve et ceux qui se maintiennent toute l'année sur les bancs du large (52). Kasahara a examiné les etudes de la distribution du saumon sockeye à partir de Bristol Bay en Alaska en utilisant le parasite Trianopherus que l'on ne retrouve que sur le saumon dans cette zone. On a indiqué que le Dr Sindermann avait publié certains résultats obtenus avec la méthode qui consiste à utiliser la frequence de la presence des parasites et les groupes sanguins pour distinguer les unités provenant de stocks différents dans les populations de harengs du Golfe du Maine. Larkin et Castello ont indiqué que des essais étaient en cours pour inoculer délibérément des parasites, en tant que technique de marquage. Bertelsen a signalé les résultats prometteurs obtenus par le Dr K. Sick (Université de Copenhague) grâce à l'application de techniques d'électrophorès pour analyser l'hémoglobine du poisson dans le cadre d'études de races*.

En utilisant dernièrement les groupes de type sanguin pour identifier les stocks (50), on a trouvé des antigènes correspondant au gène complexe etudié. La technique fournit un puissant instrument pour identifier des stocks et mesurer le degré d'imbrication. Au cours de la discussion, on a signalé que la production d'antigène chez les animaux avait constitué un grand obstacle jusqu'à l'invention récente de phyto agglutinants, fabriqué essentiellement à partir de jus de haricot.

Section 2.3

Estimation de la taille des populations et des taux de mortalité

Rapporteurs : J.A. Gulland et E.D. Le Cren

Les documents de cette section décrivaient toutes sortes de situations dans lesquelles on peut obtenir, par des méthodes variées, des estimations de la taille de la population ou des taux de mortalité. Dans la situation la plus simple, quand l'expérimentateur fait à la fois le marquage et la recapture, la taille de la population peut être évaluée par la méthode de Petersen (ou Lincoln au répertoire) ou ses modifications. La théorie a été examinée (58) et la méthode appliquée aux poissons d'eau douce (21) comme aux poissons de mer (31) et, en l'étendant afin d'englober les retours effectues par les pêcheurs professionnels, aux mollusques (28) et crustacés (29). On peut obtenir la valeur théorique de la variation survenue dans l'évaluation (56) mais Robson a estimé que, le modèle étant déterminant, la variation réelle serait plus grande que cette valeur théorique, le modèle donne des évaluations faussées (4) si l'on établit une corrélation entre la chance

* Un compte rendu préliminaire de ce travail a déjà été publié - K. Sick polymorphisme de l'hémoglobine chez les poissons; nature, 192 (4805) 2 décembre 1961.

qu'a le poisson d'être marqué et celle qu'il a de réapparaître dans les échantillons par la suite; cette déviation peut être sérieuse quand la sélection de l'engin est directe pour le poisson marqué (par exemple les disques de Petersen attrapés par les filets maillants) (26). Par extension, on peut estimer la mortalité ou les taux de recrutement (58) quoique dans bien des cas, il est peu réaliste de penser que le recrutement est proportionnel à la population actuelle. Si la population est constante, la diminution de la proportion d'individus marqués (due essentiellement au recrutement) peut alors être utilisée pour estimer la mortalité.

Plus généralement, la diminution du nombre des individus marqués ou mieux, du nombre par unité d'effort, donnera un taux de perte totale (10, 13, 22, 35). Celui-ci englobera les taux de la mortalité de pêche et de la mortalité naturelle caractéristiques de la population, mais aussi le décrochage ou autre perte de marques, ou la mortalité supplémentaire due au marquage et, surtout si seuls les retours dans une petite zone limitée sont pris en considération, un facteur dû à l'émigration (35). En extrapolant au temps zéro ou d'une autre manière, on peut obtenir une estimation de la mortalité de pêche ou de la mortalité par unité d'intensité de pêche et évaluer la mortalité naturelle à partir d'estimations indépendantes de la mortalité totale (8, 10, 22, 35). Des estimations de ce genre se sont trouvées concorder assez bien avec celles obtenues à l'aide d'autres méthodes pour la plie de la Mer du Nord (35), le crabe géant de la Mer de Bering (10), les buccins (28) et les coquilles Saint-Jacques(44).

Un autre moyen de vérification consiste à rattacher la mortalité de pêche estimée à partir des retours de marques, à l'intensité de la pêche (effort par unité de zone) dans la région du marquage; cette méthode convient mieux que celle qui consiste à rattacher la mortalité calculée à partir de données d'âge, à l'intensité de pêche (8).

Dans des cas particuliers, les marques peuvent être récupérées après la mort des individus marqués; ceci peut aider à évaluer la mortalité due au marquage ou la mortalité naturelle ou à éliminer toutes les pertes, excepté celles dues à la pêche (28, 44).

On peut également estimer la mortalité de pêche en attribuant des valeurs variées au taux de perte; à partir de ces valeurs et des retours connus on peut faire, en évaluant la population survivante de poissons marqués, le rapprochement entre la proportion des retours pour une période de temps prise au hasard et l'effort de pêche pendant la même période (13).

Le marquage a également été utilisé pour estimer les captures sur lesquelles on ne disposerait autrement d'aucun renseignement (7), quoique cette méthode ne puisse réussir que si l'on doit compter de façon égale que tous les secteurs de la flotte renverront les marques.

Comme utilisation plus spécialisée du marquage, on peut citer la pêche où un nombre connu de marques sont éparpillées dans une petite zone pour obtenir le rendement des engins de pêche sur une population dont on connaît la densité; Dikie a indiqué qu'on avait pu, grâce à cette technique, montrer que les dragues de fond de coquilles Saint-Jacques avaient des rendements aussi bas que 10 pour cent.

Classification des contributions par sujets de l'ordre du jour

Contribution	Sujets de l'ordre du jour					
	1.1 Marques et attaches	1.2 Condition du poisson, méthode de capture, etc.; mortalité due au marquage	1.3 Récupération des marques	2.1 Croissance	2.2 Imbrication, dispersion, migration	2.3 Taille de la population et taux de mortalité
No 1 (Marr, J.C.)		(x)		x		
No 2 (Nielsen, J.)			x			
No 3 (Horsted, S.A.)				x		
No 4 (Junge, C.O.)						x
No 5 (Holt, S.J.)				x		
No 6 (Kabata, Z.)					x	
No 7 (Crowe, W.R., E.G. Karvelis, et L.S. Joeris)					(x)	x
No 8 (Myhre, R.J.)		(x)	(x)	x		x
No 9 (Thompson, J.M.)			x			
No 10 (Cleaver, F.C.)		(x)		x	(x)	(x)
No 11 (Trefethen, P.S. et A.J. Novotny)				x		
No 12 (Kohler, A.C.)				x		
No 13 (Dickie, L.M.)			x	(x)		x
No 14 (Trefethen, P.S.)		(x)			x	
No 15 (Jones, R.)					x	
No 16 (McCracken, F.D.)			x	(x)		
No 17 (Wise, J.P.)			x	x		
No 18 (Beverton, R.J.H. et B.C. Bedford(a))				x		
No 19 (Parker, R.R., E.C. Black et P.A. Larkin)				x		
No 20 (Kotthaus, A.)		(x)		x	(x)	
No 21 (Le Cren, E.D. et C. Kipling)		(x)			x	x
No 22 (Allen, K. Radway (a))			x			(x)
No 23 (Costello, T.J.)			x		(x)	
No 24 (Hartt, A.C.)		(x)		(x)		
No 25 (Williams, T.)			x			
No 26 (Andersen, K.P. et O. Bagge)		(x)	(x)	(x)		x
No 27 (Hansen, P.M.)			x		(x)	
No 28 (Hancock, D.A.)		(x)		x	(x)	x
No 29 (Simpson, A.C.)			x	(x)		(x)
No 30 (Jensen, A.C.)			x	(x)	(x)	
No 31 (Kelly, G.F. et A.M. Barker (a))						x
No 32 (Kelly, G.F. et A.M. Barker (b))					x	
No 33 (Fritz, R.L.)				x		
No 34 (McDermott, J.P. et R. Livingstone, Jr.)				x		
No 35 (Gulland, J.A. (a))						x
No 36 (Gulland, J.A. (b))			x			
No 37 (Paulik, G.J. (a))				x		
No 38 (Paulik, G.J. (b))				x		
No 39 (Gerking, S.D.)			x			
No 40 (Margetts, A.R.)				x		
No 41 (Garrod, D.J.)				x		
No 42 (Hayes, M.L.)					(x)	
No 43 (de Veen, J.F.)		(x)		x		
No 44 (Posgay, J.A.)		(x)		x	(x)	(x)
No 45 (Templeman, W.)			x	(x)		

Contribution	Sujets de l'ordre du jour					
	1.1 Marques et attaches	1.2 Condition du poisson, méthode de capture, etc.; mortalité due au marquage	1.3 Récupération des marques	2.1 Croissance	2.2 Imbrication, dispersion, migration	2.3 Taille de la population et taux de mortalité
No 46 (Mather, Frank J., III)	x					
No 47 (Templeman, W. et T.K. Pitt)		x		(x)		
No 48 (Sandeman, E.J. et E.I.S. Rees)		x				
No 49 (Schaefer, Milner B., B.M. Chatwin et G.C. Broadhead)		(x)			(x)	(x)
No 50 (Marr, John C. et Lucian Sprague)					x	
No 51 (Aslanova, N.E.)		x				
No 52 (Templeman, W. et A.M. Fleming)					x	
No 53 (Ancellin, J.)		x		(x)		
No 54 (Letaconnoux, R.)				(x)		
No 55 (Allen, K. Radway (b))						x
No 56 (Eipper, A.E., J.L. Forney et D.S. Robson)					(x)	x
No 57 (Parrish B.B. et G. McPherson)		x		(x)		(x)
No 58 (Pope J.A.)					(x)	x
No 59 (Beverton, R.J.H. et B.C. Bedford (b))		x				
No 60 (Wilimovsky, N.J.)		x				
No 61 (Reintjes, John W.)		x				
No 62 (Muir, B.S.)						x

x - sujet essentiel
(x) - référence incidente
Documents généraux descriptifs 7, 42, 51.

Introducción

Hace más de cincuenta años que C.G. Joh. Petersen, eminente investigador danés especializado en biología de los peces, aplicó por primera vez a diversas platijas un disco óseo numerado. Desde estos comienzos, el empleo de marcas y marbetes se ha convertido en un instrumento indispensable para el estudio de las poblaciones de peces; en realidad, son ya muy pocas las especies de reconocida importancia comercial a las que no se les hayan aplicado marbetes o marcas por un medio u otro, habiéndose extendido el procedimiento a los moluscos, crustáceos y mamíferos marinos. Los resultados de su aplicación varían desde el espectacular descubrimiento de ciertas migraciones como, por ejemplo, la del arenque atlánticoescandinavo entre Noruega e Islandia y la del bacalao entre Groenlandia e Islandia, hasta la operación, de importancia vital aunque menos llamativa, de calcular la magnitud de las poblaciones en explotación y sus tasas de crecimiento y de mortalidad.

Pero, ocurre a menudo que un sistema que en teoría presenta grandes posibilidades, lleva también consigo ciertas dificultades de orden práctico que no permiten que un investigador lo considere como una ventaja sin reservas, y el marcado de peces constituye una excepción a este respecto. Por más ingeniosas que sean las etiquetas y las formas de aplicarlas al animal y por más cuidado que se haya puesto en la planificación del experimento, siempre queda en la mente del investigador un elemento de duda en el sentido de que no pueda asegurarse que ni cada uno de los peces marcados ni el conjunto de la población marcada que aquél habrá constituído se comporten como lo hacen los peces libres de marcas en su estado natural. La etiqueta puede causar la muerte prematura del animal o puede desprenderse; aun la acción de capturar el pez para marcarlo puede hacer que éste se vuelva anormal de allí en adelante. La existencia de un marbete puede dar lugar a que el pescado esté más expuesto a los ataques de los animales de presa o que sea capturado con mayor facilidad por los artefactos de pesca. La forma en que los peces marcados se distribuyan en la población respectiva y la eficacia del proceso de rescate pueden convertirse en un elemento de importancia crítica al determinar la validez de los datos sobre recuperación que servirán para estimar la población de peces.

A medida que los procedimientos de marcado se han multiplicado y las dilucidaciones que se pretenden de los resultados obtenidos se han vuelto más exigentes, también los defectos del sistema se han hecho más evidentes y más graves. En estos diez últimos años, poco más o menos, los especialistas en biología pesquera de todas partes del mundo han abordado este problema desde distintos ángulos. Uno de los métodos aplicados para resolverlo ha sido la creación de nuevos tipos de marcas y aditamentos que causen menos daños a los peces y que puedan ser descubiertos con mayor facilidad sea por los pescadores sea por otros medios menos directos. Se ha logrado mucho en este sentido y, en la actualidad, pueden aplicarse marcas a especies de peces que hasta hace poco se consideraban totalmente inaccesibles a tal procedimiento - si bien hay que reconocer que en el caso de los pleuronéctidos no se ha encontrado hasta ahora ninguna marca mejor que el simple disco plano introducido por Petersen. Indudablemente, aunque queda aún mucho por hacer en lo que respecta a la mejora de las marcas, cada vez se va generalizando más el concepto de que la marca "perfecta" es quizás una ilusión y que, incluso, es más importante el perfeccionamiento de otras características del sistema. Por ello, se ha venido prestando atención a ciertos aspectos prácticos de la aplicación de marcas como, por ejemplo, el registro de las condiciones de los peces en el momento en que se los libera después de marcados, la observación del efecto que producen las marcas mediante ensayos en estanques y la determinación directa de la eficacia del proceso de recuperación de aquéllas; hay otros adelantos de carácter esencialmente teórico cuya finalidad es la de eliminar la incertidumbre a que da lugar el procedimiento, mediante la creación de nuevos métodos para analizar los datos obtenidos. El criterio que ha venido prevaleciendo en las últimas investigaciones respecto a las causas de distorsiones e imprecisiones de las operaciones de marcado puede, en realidad, resumirse en la frase ..... "elimínelas si puede, y si no, mídalas".

Como casi todas las investigaciones de esta clase se venían efectuando independientemente en un gran número de laboratorios y países, el Comité de Investigación y Estadística de la Comisión Internacional de Pesquerías del Atlántico Noroeste (CIPAN), en su reunión de 1959, indicó que sería útil organizar um simposio que se dedicase esencialmente a examinar los adelantos de carácter teórico y práctico que se habían logrado últimamente en los sistemas de aplicar marcas y marbetes a los peces. El ámbito del simposio no estaba limitado a ciertas zonas o a ciertas especies - distinciones un tanto artificiales, desde el punto de vista de la técnica - y, en consecuencia, se solicitaron colabora-

ciones de muchas personas y organizaciones distintas de las que ordinariamente asistían a las reuniones de la CIPAN. Los resultados fueron muy satisfactorios, pues se recibieron 62 trabajos, casi todos escritos especialmente para el simposio, y, en la propia reunión de éste, que se desarrolló en el Laboratorio de Pesca de Woods Hole en mayo de 1961, tuvimos la suerte de contar con algunos expertos de diversas partes del mundo, además de los muchos procedentes de los países miembros de la CIPAN.

Los trabajos enviados al simposio constituyen la parte principal de esta publicación y, prescindiendo de pequeños cambios de redacción, se reproducen en su forma original y van numerados en el orden en que fueron recibidos. En el desarrollo del simposio se siguió un plan diferente y quizás sea conveniente al llegar a este punto hacer una breve digresión para explicar las páginas que siguen a esta introducción. El tema central se dividió en dos grupos principales, cada uno de los cuales se subdividió en tres secciones, asignándose dos relatores a cada una de éstas, en la forma siguiente:

1. Métodos y eficacia de la aplicación de señales y marcas y recuperación de éstas

1.1 Eficacia de los diversos tipos de señales, marcas y aditamentos
(Relatores: E. Bertelsen y V. M. Hodder)

1.2 Influencia que ejercen la condición de los peces, los métodos de captura y manipulación y el estado del mar en la tasa de rescate; mortalidad ocasionada por las marcas
(Relatores: A.C. Jensen y R.L. Fritz)

1.3 Estimación y mejoramiento de la eficacia del rescate y de la comunicación de datos sobre marcas recuperadas
(Relatores: F.D. McCracken y A.C. Kohler)

2. Análisis de los resultados de los experimentos de aplicación de señales y marcas

2.1 Estimación del crecimiento
(Relatores: S.J. Holt y R.C. Hennemuth)

2.2 Estimación de mezclas, dispersiones y migraciones; identificación de poblaciones
(Relatores: L.M. Dickie y W. Templeman)

2.3 Estimación del volumen de las poblaciones y de las tasas de mortalidad
(Relatores: J.A. Gulland y E.D. LeCren)

Al tomar sólo en consideración las partes que en cada colaboración se referían al tema que se examinaba, los relatores - gracias sobre todo a la cooperación de los oradores, algunos de los cuales hicieron uso de la palabra varias veces para referirse a sus trabajos - estuvieron en condiciones de preparar reseñas sobre las principales características de los trabajos presentados y analizar cada uno de los temas, labor cuyo resultado puede apreciarse en las páginas que siguen a esta introducción. Además, en las páginas se inserta un cuadro en el que se indican los temas principales y secundarios a que se refieren las diversas colaboraciones, enumeradas en las páginas

Se reconoce que esta publicación no es, de ninguna manera, un análisis completo de todo lo que se está realizando en el campo de la investigación sobre marcas; pero se cree que el alcance del simposio fue los suficientemente amplio para que sus deliberaciones sean de utilidad tanto al investigador experimentado como a las personas que se inician en los estudios de la dinámica de las poblaciones de peces y desean tener ciertos conocimientos sobre las posibilidades y limitaciones de la técnica del marcado.

Para terminar, deseo expresar mi agradecimiento personal al Dr. H.W. Graham y a los funcionarios que trabajan bajo su dirección en el Laboratorio de Pesca de Woods Hole, al Dr. Erik M. Poulsen y a la Secretaría de la CIPAN, así como a los distintos relatores, por su inestimable ayuda en la preparación y organización del simposio. En la labor de redacción final de las colaboraciones participaron los Dres. H.W. Graham y W. Templeman y el Sr. J.A. Gulland, en tanto que mi colega, la Srta. R. Bedford se encargó de la preparación de casi todos los manuscritos para la imprenta. Presento a todos ellos el testimonio de mi agradecimiento.

R.J.H. Beverton
(Presidente)
19 febrero 1962

Glosas de los relatores

Sección 1.1

Eficacia de los diversos tipos de señales, marcas y aditamentos

Relatores: E. Bertelsen y V.M. Hodder

No cabía esperar que las deliberaciones en torno a esta materia pudieran dar lugar a la conclusión de que un determinado tipo de marbete sea superior a otro. No existe la etiqueta ideal, que pueda aplicarse a toda clase de peces, y utilizarse en todos los trabajos. Como podría suponerse, es de todo punto evidente que el tipo de marbete y aditamento que ha de emplearse en un experimento depende de qué es lo que se va a marcar, dónde se colocan las marcas, porqué se las utiliza y cómo se las recupera.

Según el método que se emplee para recobrar el pescado marcado, los experimentos pueden dividirse en tres grandes grupos, cada uno de los cuales requerirá diferentes clases de marbetes o marcas:

I Rescate por los pescadores

- a. marbetes externos
- b. marbetes internos de tamaño grande

II Rescate por los investigadores

- a. marcas de mutilación
- b. coloración y tatuado
- c. marbetes internos de tamaño pequeño
- d. isótopos
- e. marbetes con sonar

III Rescate por medios físicos

- a. marbetes magnéticos
- b. marcas radiactivas
- c. tinturas fluorescentes

Hay cierta superposición entre los tres grupos. Por ejemplo, la intensificación de las actividades de marcado, la labor de propaganda y la oferta de recompensas elevadas pueden dar lugar a que el rescate de señales de los tipos a. y b. del grupo II por los propios pescadores, llegue a desarrollarse en magnitud tal que el procedimiento resulte económico (por ejemplo, la tintura de camarones (23)1/ y la aplicación de marcas internas en combinación con el tatuado de platijas (26) y con los cortes en las aletas de las truchas (Bertelsen)).

I. (a) Como casi todos los experimentos de marcado en la zona de la CIPAN se basan en que el rescate de los peces señalados sea efectuado por los propios pescadores, la mayor parte de los trabajos presentados se refieren al empleo de marcas destinadas a tal fin; por ello, se han descrito, examinado y comparado las diferentes marcas externas aplicadas al eglefino (30), el bacalao (2, 15, 17, 25, 45, 47), el merlán (25), el salmón (2, 24), la platija y el lenguado (25, 26, 43) el hipogloso (8), el atún (1, 46, 54) y el arenque (53, 57).

La eficacia de los marbetes externos depende principalmente de la mortalidad por razón del marcado, de la pérdida de las marcas y del riesgo de que no se repare en ellas al ser capturados los peces; pero en el efecto que aquéllos produzcan también pueden influir la alteración provocada en el comportamiento del animal, la tasa de crecimiento y capturabilidad (es decir, la mortalidad por pesca) como consecuencia de las marcas aplicadas. Por tal motivo, tanto el tipo de marca como el método de aplicación deben elegirse teniendo en cuenta el vigor del pez (especie y tamaño) y la forma de pescarlo. Debido a ello, sólo pueden formularse unas pocas reglas generales, como, por ejemplo, que las comparaciones hechas entre los distintos tipos de marcas tienden a demostrar que los que se aplican firmemente (discos de Petersen, marcas tubiformes, etc.) son superiores a las etiquetas colgantes (lengüetas hidrostáticas, rotulillos, banderolas, gallardetes, etc.) (2, 16, 17, 25, 26). Sin embargo, las fajas metálicas (16) y los discos que se aplican por medio de material elástico (22, 25, 57) tienden fácilmente a desprenderse o a producir una elevada mortalidad.

Además, al comparar los distintos materiales de fijación se comprueba que, con la posible excepción del titanio y el tántalo (25, y Hile), ninguno de ellos supera al acero inoxidable (16, 25, 36). La posición del marbete en el cuerpo del pescado influye de diversas maneras en la eficacia del procedimiento.

1/ La cifras entre paréntesis son los números con que figuran en la relación las colaboraciones respectivas.

A veces, son tantos y tan diversos los factores que se presentan al efectuar las comparaciones, que resulta difícil o imposible determinar cuáles son los que dan origen a las diferencias observadas en las tasas de recaptura. El doble marcado ha demostrado ser un método conveniente para determinar la tasa de desprendimiento de marcas (8, 36).

(b) En ciertas circunstancias, pueden utilizarse marbetes internos de tamaño grande en los experimentos comprendidos en el primer grupo. Aunque la posibilidad de que en la operación de captura pueden pasar inadvertidos los peces marcados de esta manera es mucho mayor que con las etiquetas externas, la pequeña tasa de mortalidad y, especialmente, el insignificante riesgo de desprendimiento de marcas y de alteración del estado biológico y de la capturabilidad, hacen que este método se recomiende en casos especiales (45, 47).

II. En los experimentos en que los peces marcados han de ser capturados y recuperados por los investigadores pueden usarse señales menos conspicuas o incluso completamente cubiertas, las cuales, por tal motivo, dan lugar a dificultades mucho menores en lo que respecta a mortalidad y desarrollo biológico del pez. Se han descrito y examinado algunos de los métodos utilizados como, por ejemplo, la realización de cortes o de perforaciones en las aletas (21); la tintura y el tatuaje (23, 26, 39); los marbetes internos (22, 26); las placas especiales de eco supersónico para estudios del comportamiento (14); y la mutaciones (albino salmónidos, Kasahara, comunicación verbal).

III. En ciertas pesquerías de carácter especializado, en las que es imposible la observación y manipulación individual del pescado, se han ideado algunos procedimientos para rescatar los marbetes o los peces marcados utilizando para ello determinados medios físicos. A este respecto, se describió y examinó un nuevo método en el que se utilizan marbetes radiactivos (60).

IV. Se examinaron los procedimientos utilizados para el marcado de crustáceos y moluscos. Se indicó que el teñido de los camarones era un método eficaz (23) y se describieron diversos marbetes externos que podían aplicarse a cangrejos y langostas y que seguían adheridos a éstos después de la muda (10, 29). Se han aplicado con éxito marbetes externos a las vieiras (44) y pintura impermeabilizada a los caracoles marinos (28).

Sección 1.2

Influencia que ejercen la condición de los peces, los métodos de captura y manipulación y el estado del mar en la tasa de rescate; mortalidad ocasionada por las marcas

Relatores: A.C. Jensen y R.L. Fritz

Este tema del programa se relacionó con ciertos factores físicos que afectan al éxito de los experimentos de marcado. Los factores examinados en los distintos documentos se agrupan en cuatro grandes categorías:

a. La condición física del pez en el momento de soltarlo después de marcado, incluídos los efectos que producen la captura y la manipulación.

b. La temperatura del mar en el momento en que se marca el pez.

c. Los factores fisiológicos, especialmente la formación de toxinas en la sangre del pescado.

d. Los métodos teóricos para calcular la mortalidad ocasionada por el marcado.

En lo que respecta a la categoría (a), algunas colaboraciones indicaron que en una gran variedad de especies, el aspecto y la actividad del pez en el momento de ponerlo en liberted después de marcado ejercen un efecto apreciable en la tasa de rescate (18, 20, 24, 34, 53, 57). Los criterios respecto a la "condición" del pez difieren un tanto según las especies, pero la magnitud de la pérdida de escamas constituye, al parecer, el factor que, en general, se considera de mayor significación. De estos estudios se extrae la importante conclusión de que la información sobre la tasa de rescate del pez que en el momento de soltarlo no se encuentre en condiciones perfectas podría ser de valor para dar una interpretación apropiada a los experimentos de marcado.

Se hicieron varias referencias (por ejemplo, 18, 24, 34) respecto a la dificultad de marcar peces jóvenes. Se presentaron pruebas de que éstos son más susceptibles a sufrir daños (18); en las discusiones respectivas, se mencionó el hecho de que la selectividad del arte y la devolución al mar del pescado pequeño pueden ser también, en ciertas circunstancias, causas de la baja tasa de recuperación observada (McCracken).

Se hizo notar que ciertas especies, particularmente las que poseen vejigas natatorias cerradas como, por ejemplo, el bacalao, el eglefino, el merlán y la gallineta, presentan la dificultad especial de que éstas se encuentran distendidas o rotas cuando se captura el pez a una apreciable profundidad. En tales casos, el pez marcado debe colocarse en una jaula

e introducirse en el mar hasta una profundidad conveniente antes de soltarlo (18, 48) o bien hacer un agujero en las vejigas antes de dejar en libertad al animal (Grosslein). Aunque se ha comprobado que una pequeña picadura en la vejiga natatoria puede curar, no se sabe si podrá cicatrizar una vejiga que haya sufrido una ruptura grave, o si tal daño sea una importante causa de mortalidad.

En varios de los trabajos presentados (por ejemplo, 8, 24, 59) se examina el procedimiento en virtud del cual, con objeto de reducir y medir la mortalidad provocada por los marbetes, los peces marcado se conservan en tanques antes de soltarlos. Se comprobó que en ciertas especies (24, 29) era importante analizar las tasas de rescate teniendo en cuenta el tiempo que los peces habían permanecido en los tanques. En el atún (1, 49), el período de manipulación adquiría un carácter extremadamente crítico en un lapso de veinte segundos después de la captura.

En lo que respecta a la categoría (b), se observó que si la temperatura del agua es elevada ello ejerce un efecto adverso en el éxito de los experimentos de marcado, tanto si se trata de peces demersales (17, 26 y 30) como pelágicos (49). En el caso del bacalao y el eglefino, el problema puede estar asociado con la rapidez con que se extrae el pescado desde el agua fría del fondo hasta la relativamente cálida de la superficie. En el caso del atún, la hiperactividad de éste en la templada agua superficial contribuye probablemente a elevar la mortalidad. Quizás resulte conveniente marcar a los peces demersales en una época en que la columna de agua sea fresca e isotérmica, y a los peces pelágicos, cuando las aguas superficiales también estén frescas.

En el salmón, la formación de hemolactatos en grado tóxico a que da lugar la gran actividad del pez cuando se lo captura para marcarlo acrecienta su mortalidad (19). La exposición al aire y el empleo de narcóticos en la operación del marcado también contribuye a la formación de ácido láctico (Larkin). El agua fresca puede atenuar la actividad general del pez y reducir, de esa manera, la formación de dicho ácido; se ha comprobado que en muchos peces la época del desove suele coincidir con la temporada en que el agua está fresca (Le Cren). Se presentaron datos experimentales que prueban que el pez marcado está más expuesto a los ataques de los animales de presa (19).

Se dieron a conocer varios procedimientos teóricos (13, 37) para calcular las pérdidas por tipos (1), basados esencialmente en el análisis de la diferencia de la tasa de rescate en diversos grupos de peces marcados a determinados intervalos en la temporada de pesca o antes de ésta.

En el debate general se hizo especial referencia a la práctica de cortes en las aletas, como técnica de marcado. Entre los problemas a que daba lugar este sistema figuran el de la cantidad de aleta que debe cortarse, la elección de la aleta en que ha de practicarse el corte y los posibles efectos de la aleta sobre la capacidad natatoria del animal. Por lo regular, el corte en las aletas se utiliza en los peces de agua dulce y en unas pocas especies marinas que tienen gran valor comercial y que, por ello, están sujetas a una manipulación más o menos individual. Se hizo referencia a la posibilidad de efectuar cortes en las aletas en combinación con la aplicación de marbetes internos (Bertelsen) y al empleo de un sacabocados manual para hacer agujeros de identificación (Le Cren). Si los cortes en las aletas se hacen en tal profundidad que se provoca la salida de una gota de sangre, aquéllas seguirán siendo perceptibles hasta después de un año o más (McCann). Se tomó nota de que para 1961 se había planeado un experimento de marcado en gran escala por el procedimiento de los cortes en las aletas como parte de un estudio del salmón "Chinook" del Pacífico (Zimmer).

Sección 1.3

Estimación y mejoramiento de la eficacia del rescate y de la comunicación de datos sobre marcas recuperadas

Relatores: F.D. McCracker y A.C. Kehler

En la reunión anual que celebró la CIPAN en 1959 se recibieron y examinaron detenidamente varias comunicaciones que habían enviado algunos países y que se referían a los métodos empleados en ellos para dar publicidad al rescate de marcas. Estos métodos se describen en el "Red Book" (Libro Rojo) de 1959 (McCracken, pág. 22). En el presente simposio se estudiaron varios sistemas para mejorar y estimar la eficacia del rescate y de la comunicación de datos sobre las marcas recuperadas. Se hizo saber que existían grandes diferencias en la comunicación de datos entre las flotas de distintos países que pescaban las mismas especies (3, 16) y, al respecto, se propuso la adopción de métodos para calcular los coeficientes de conversión que permitieran relacionar los resultados obtenidos por las diferentes flotas pesqueras y los diversos métodos de pesca. Durante el debate correspondiente, se señalaron algunos de los riesgos a que daba lugar el empleo de dichos coeficientes. Entre ellos, se indicó, en primer lugar, el efecto que ejercen los cambios de los métodos de publicidad en las tentativas para mejorar la forma de comunicar los datos de la recuperación de marcas y las modificaciones que, según el tipo de marbetes que se use, podrían introducirse en la eficacia de la recuperación y de la comunicación de los datos respecitvos.

Se describieron (33, 37) las variaciones que experimenta la comunicación de marcas recuperadas en las pesquerías de una única especie de peces cuando la captura se manipula en

distintas formas . Si las capturas se manipulan en gran volumen los marbetes externos, que resultan útiles cuando se trata de ejemplares de pescado manipulados por piezas, dan tasas reducidas de rescate de marcas en comparación con los marbetes metálicos internos, que pueden descubrirse por medios mecánicos. En las tentativas que se han hecho para satisfacer las dos condiciones, se han utilizado los sistemas de marcas de "combinación" que se aplican en Escocia y el sistema de doble marcado que se emplea en Noruega (57).

La variación de la tasa de recuperación de marcas entre las diversas embarcaciones de una misma flota también podría aprovecharse para descubrir la falta de comunicación de datos (43). Sin embargo, en los ejemplos citados se llegó a la conclusión de que la distribución no aleatoria de los peces marcados era la causa probable de las diferencias que en la distribución real y la distribución prevista de los peces marcados se habían advertido entre las distintas embarcaciones.

Se describió la forma de medir directamente la eficacia de la comunicación de datos y de la recuperación de peces marcados, recurriendo a la "siembra" de marcas en la presa recogida a bordo y en la que se enviaba al mercado con un número determinado de peces marcados (40). Se indicó la manera en que esta información, acompañada del conocimiento de las fuentes de que proceden los peces rescatados, permitía determinar la eficacia de la operación general de recuperación, salvo en el caso de los marbetes que se recogen a bordo pero cuyo hallazgo no se comunica.

Otro procedimiento para medir la eficacia de la comunicación de los datos procedentes de una flota, se basa en la idea de lograr una transmisión "perfecta" referente a una pequeña sección de la propia flota o bien referente a una pequeña proporción de la captura total (38). Se presentaron cuadros con los cuales se podía determinar el número de marcas que se requería colocar para poder calcular la eficacia del rescate con cualquier precisión que se desease.

Se puso de relieve la importancia que revestían las teorías respecto a propaganda comercial en la labor de planificación de una campaña publicitaria para la comunicación de noticias sobre recuperación de peces marcados (5). Por ejemplo, las investigaciones sobre propaganda comercial indican que, a veces, se obtienen reacciones más firmes con varias campañas publicitarias intermitentes que con una sola campaña continua. Se hicieron propuestas respecto a la posibilidad de ensayar esta teoría en los experimentos de marcación.

Al examinar este punto, se tomó nota de que, aunque no se había presentado ningún trabajo respecto al éxito de los planes relacionados con la organización de loterías, el proyecto iniciado últimamente en Noruega había ejercido un apreciable efecto en la eficacia del rescate. Se señaló el hecho (Costello) de que la organización de una lotería en combinación con l devolución de marbetes de camarones mejoró las tasas de comunicación de datos de rescate en un 48 por ciento. Sin embargo, también se advirtieron los peligros que llevaban consigo estos programas al tratarse de aguas interiores en las cuales los peces podían ser explotados para los fines que persiguen tales loterías (Le Cren, Zimmer).

En las deliberaciones se mencionaron también diversos ejemplos del efecto que ejerce el incremento de las recompensas. Se citó como singularmente sorprendente el caso del marcado oceánico del salmón del Pacífico en el cual, cuando en las solicitudes que aparecían en los carteles no se ofrecía ninguna recompensa por la devolución del marbete y del pez, se obtenía una tasa de rescate de 2 por ciento; cuando se ofrecían cinco dólares, tal proporción ascendía al 5 por ciento y cuando se ofrecían 25 dólares se lograba que se devolviera el 80 por ciento de las marcas en unión de los peces marcados.

Se llegó a la conclusión general de que, aunque deben hacerse los esfuerzos necesarios para acrecentar en lo posible la eficacia de la recuperación mediante la propaganda y las recompensas, también debería realizarse la medición directa de tal eficacia recurriendo a uno o más procedimientos, según convenga.

Seccion 2.1

Estimación del crecimiento

Relatores: S.J. Holt y R.C. Hennemuth

La determinación de la tasa de crecimiento a base de los experimentos de marcado suele depender de la posibilidad de medir con suficiente precisión la talla de los animales en el momento en que se los suelta después de marcados y en el momento en que se los vuelve a capturar. Cuando es imposible reconocer los ejemplares en el momento en que se los captura de nuevo, tal como ocurre con los experimentos de marcación en masa, puede efectuarse sin embargo cierta apreciación de la tasa de crecimiento comparando la talla media de los animales que se sueltan con la talla media que han adquirido cuando se los vuelve a coger, valores que pueden estimarse tomando como base los promedios de las mediciones individuales o bien por un proceso de clasificación (23).

La medición de la talla de los animales al soltarlos puede ser una operación difícil o impracticable cuando se trate de ejemplares muy delicados, muy sensibles o muy grandes (ballenas, tiburones, etc., 27). Aun cuando no existan tales dificultades, puede darse el caso de que las operaciones de medición en el momento de la liberación y en el de la nueva captura,

difieran necesariamente en cuanto a exactitud o precisión. Por ejemplo, los peces marinos que se vuelven a capturar se suelen medir cuando están muertos y no cuando están vivos y, a menudo, la medición se realiza después de algún tiempo de la muerte y de estar conservado en hielo. Al parecer, es posible que el lenguado sufra cierto encogimiento después de muerto (20), contracción que ya se sabe que se produce en otros peces. Le Cren ha observado que, por lo menos en el caso de ciertos pescados de agua dulce, al encogimiento que se produce en el momento de la muerte sigue un aflojamiento y luego, una expansión. Cabe indicar, además, que de la medición de la talla del pescado cuando se lo vuelve a capturar pueden encargarse los pescadores o bien otros observadores no capacitados. Esta dificultad fue mencionada (30) al tratarse de la pesca del eglefino y varios oradores confirmaron que tal dificultad ocurría también en otros casos. La operación de medición, aun cuando corra a cargo de observadores capacitados, jamás puede ser absolutamente precisa; siempre se deslizan errores de observación, a veces graves. Beverton señaló el hecho de que los errores de medición serían singularmente importantes en el caso del pescado de talla cercana a la longitud asintótica, etapa en que el crecimiento es relativamente lento.

Por todas las razones indicadas, los datos sobre los aumentos visibles de tamaño del pez entre el momento del marcado y el de la nueva captura pueden estar sujetos a desviaciones; en especial, pueden ser considerablemente inferiores a los del crecimiento real y a veces, incluso, de carácter negativo. Se presentaron ejemplos de tales inclinaciones viciadas en el caso del tiburón (27), la gallineta (32), el lenguado (20) y la tilapia (41). Se hizo una advertencia en el sentido de que el prescindir de los resultados con datos negativos sobre el incremento contribuye a aumentar la desviación antes que a reducirla, y Holt se preguntó si esta circunstancia no habría influído en el estudio sobre la tilapia (41). La corrección de estos errores podría casi siempre realizarse a base de experimentos especiales para medir los cambios de longitud del pez en el momento de la muerte y cualquier desviación de cálculo cometida, de ordinario, por los observadores no capacitados, etc. Holt indicó, además, que el defecto en la medición, si es independiente de la talla del animal, sólo afecta al punto de interceptación pero no a la pendiente de la curva de regresión del incremento por unidad de tiempo, o bien al promedio de tamaño (véase más adelante). Sin embargo, en general es más probable que la inclinación viciada sea proporcional al tamaño, en cuyo caso los dos parámetros resultarían afectados en una dirección previsible.

Parece que puede existir una disminución real de la tasa de crecimiento, o incluso del tamaño, del pez vivo, como consecuencia del marcado. Por ejemplo, en un gran número de ejemplares de gallinetas, a los cuales se aplicaron marcas y luego, después de capturados vivos, fueron medidos en condiciones comparables, se registraron reducciones de talla (32), aunque se indicó que parte al menos del incremento negativo podría tener como origen la dificultad que supone el medir tal animal vivo, con una aproximación del orden del milímetro. En los lenguados marcados y mantenidos en tanques se observa contracción de la talla aun en el caso de que se les dé suficiente alimento (20). Se hizo notar que en los experimentos realizados en tanques es necesario observar, además, el crecimiento de peces a los que no se aplican marcas y que sirven de testigos; probablemente gracias a esta medida se podría establecer la distinción entre los efectos debidos a la captura, en primer lugar, y los debidos a la operación de marcado y a la propia marca.

Los efectos del marcado en el crecimiento del bacalao se han estudiado en esa forma (12). En este caso, los peces marcados y los peces testigos, alimentados tanto a raciones máximas como a raciones intermedias, crecieron casi al mismo ritmo en un período de dos años; las diferencias observadas en el crecimiento no guardaron ninguna relación de un año a otro y no tuvieron como origen la aplicación de marcas. Gulland confirmó que el crecimiento del bacalao marcado del Mar del Norte coincide con los datos sobre tallas y edades de los peces capturados. En el trabajo (12) se indicó una congruencia similar y en la colaboración (44) se mencionó que tal coincidencia se había encontrado también en el caso de las vieiras. Smith advirtió que en el tamaño medio del pez en las distintas edades influye la pesca selectiva y, que por tal motivo, puede no constituir una medida de la tasa de crecimiento. Para ello podrían usarse cálculos de las tallas en edades previas; Hile hizo notar que la pesca selectiva puede, además, modificar la verdadera tasa media de crecimiento, pero êste es precisamente el factor que también se trata de determinar con los experimentos de aplicación de marcas. Es, pues, indispensable obrar con prudencia en las interpretaciones y comparaciones. Sería asimismo conveniente examinar, cuando sea posible, el crecimiento de los peces marcados que se vuelven a capturar, a base del estudio de los otolitos, escamas, etc.

Las distintas marcas pueden afectar al crecimiento en diferentes grados y en diferentes formas y es probable que, a este respecto, también influya el arte utilizado para capturar los peces que van a marcarse, así como la condición del animal. En la colaboración (30) se dan datos comparativos sobre el crecimiento de los eglefinos capturados con sedal y anzuelo cerca de la orilla y de los capturados por medio de un arte de arrastre de puertas en alta mar, y marcados en rotación con discos de Petersen colocados en el opérculo, con marcas tubiformes o "spaghetti" dorsales y con una combinación de anclillas internas provistas de cápsulas hidrostáticas. Es posible que el efecto diferencial sobre el crecimiento indique la

conveniencia de preferir uno u otro de los tipos de marcas que, por lo demás, son igualmente útiles. Beverton informó que en el lago Victoria, las tilapias a las que se aplicaron marcas operculares no crecían nada o crecían muy poco mientras a las que se aplicaron marcas dorsales mostraban un crecimiento satisfactorio. Parece ser que el marcado en las vieiras no afecta a su desarrollo (44), pero cabe indicar que al aplicar la marca se hace también en la concha una señal de comprobación, que luego se utiliza para medir el crecimiento posterior.

El efecto que produce la aplicación de las marcas puede observarse en la estructura de las partes duras a las que se recurre para determinar la edad. A este fin se han examinado los otolitos de la gallineta previamente marcada (32), y se han reconocido los efectos a que da lugar la repetición de las capturas. En el estudio respectivo, se sometieron separadamente a observación machos y hembras, porque sus tasas de crecimiento son diferentes. Los peces capturados tres veces registraban una tasa de crecimiento más rápida que los que habían sido capturados una o dos veces. El desarrollo de los peces que habían permanecido en libertad tres años o más parecía acercarse al registra-'o por el pez libre de marcas. Se creyó que el centelleo del brillante marbete opercular podría ahuyentar a la presa y, a causa de ello, provocar una reducción de la alimentación y de la tasa de crecimiento, pero que este efecto iría disminuyendo a medida que la marca se iba volviendo opaca debido a la prolongada inmersión. Kohler sugirió que el examen del contenido estomacal de peces marcados y sin marcar podría aclarar este punto. Jonsson opinó que el empleo de marcas del mismo color que el pez o que, en cualquier otra forma, fuesen menos visibles podría eliminar el efecto indicado; esta medida sería practicable cuando la recuperación se efectuase mediante la pesca experimental y no en las actividades de la pesca comercial. Larkin dudaba por qué razón una marca visible podría alarmar por la noche a la presa, pero, evidentemente, aún entonces hay suficiente luz y, existe, además, la luminiscencia natural. Los datos fidedignos sobre el crecimiento de Sebastodes y otros escorpénidos son evidentemente muy escasos para confirmar, mediante métodos comparativos, la tasa de crecimiento de la gallineta.

La ordenación más sencilla de los datos para el estudio del crecimiento consiste en trazar la curva del incremento según el tiempo que el pez permanece en libertad, tal como se hizo en el caso de la gallineta (32) y del lenguado (20), o bien calcular el crecimiento por unidad de tiempo, como en el caso del eglefino (30). Sin embargo, el incremento, en sí, es casi siempre una función de la talla del animal, siendo menor en los animales grandes que en los pequeños, como sucede con el lenguado (20). Kelly, al contestar a una pregunta sobre el particular, indicó que no había observado ninguna relación entre el incremento y la talla de la gallineta (32) pero que la serie de tamaños de los peces marcados no era muy amplia.

En ciertos casos existe la posibilidad de seleccionar los datos sobre los peces rescatados que han permanecido en libertad durante períodos iguales, de preferencia durante uno o dos años, o más, y trazar luego la curva de tamaños en el momento de la nueva captura, o bien la de los incrementos, todo ello en relación con la talla del pez en el momento en que fue puesto en libertad. Este trazado puede dar lugar a una línea recta, cuyas constantes son los parámetros K y L_{oo} de la curva de crecimiento asintótico. Se dieron a conocer ejemplos de la aplicación de este método en el caso del bacalao (12) y las vieiras (44). Los datos relativos al caracol de mar (28) también se ordenaron en esta forma, tomando como base una serie de períodos de referencia, incluso porciones de año, habiéndose obtenido resultados congruentes.

Como otro método más eficaz, puede indicarse el trazado de la curva de los incrementos por unidad de tiempo, con referencia al período de libertad, en función del promedio de los tamaños del pez en la fecha del marcado y en la fecha de la nueva captura. Se ilustró este procedimiento en el caso de la tilapia (41). En esta ocasión, el método dio pruebas de su utilidad al permitir que se estableciera una distinción entre machos y hembras, basándose en los distintos parámetros del crecimiento, en los casos en que era imposible determinar el sexo en forma directa. Holt estimó que los valores de K obtenidos de esa manera no estaban en desacuerdo con otros datos de crecimiento referentes a la misma especie. Gerking se preguntó si las variaciones mensuales del crecimiento no podían haber influído en este análisis; Gulland no lo creyó así, ya que los datos se referían a un conjunto de muchos meses.

Se estudiaron las dificultades de orden práctico con que tropieza la estimación de la talla asintótica en un gráfico de la longitud inicial en comparación con la longitud en el momento de la nueva captura ("trazado de Walford"). Se indicó que el trazado de la curva de los incremento en lugar de la de los tamaños iniciales facilitaba la estimación estadística. Le Cren hizo observar que, al tratarse de peces grandes, el trazado de l_t en función de $l_t + 1$ tendía casi siempre a convertirse en una paralela del bisector antes que a interceptarlo; este fenómeno puede obdedecer a diversas causas, entre ellas la variación de K, de L_{oo} o de los dos valores, en relación con el tamaño, y las distorsiones en la determinación de la edad en el grupo de edades más altas.

El conocimiento de los incrementos del crecimiento o bien los parámetros K y L_{oo} establecidos a base de los datos que proporcionan los estudios sobre marcado, pueden a veces utilizarse para hacer distinciones entre hipótesis substitutivas respecto a la interpretación de

las cifras sobre edades. Por ejemplo, los estudios de marcado parecen confirmar la hipótesis del "crecimiento lento" de la gallineta (32), aunque tal confirmación viene tal vez a quedar debilitada por el hecho de que el crecimiento del pez marcado es más lento que el "crecimiento lento" previsto al tomar como base la interpretación de las edades.

Holt indicó que, aun cuando el marcado afectase a un parámetro del crecimiento (la talla asintótica, L_{oo}), provocando, por ejemplo, cierta interferencia con la alimentación, la pendiente de la regresión del incremento por unidad de tiempo en relación con la talla media podría seguirse utilizando para comprobar los cálculos sobre edades o para obtener las estimaciones de K que se emplean en los estudios sobre las poblaciones en los casos en que no ha sido posible la determinación de la edad. Observó que también podían establecerse distinciones entre las diversas hipótesis relacionadad con la determinación de la edad, cuando no se disponía de datos sobre la talla del pez en el momento en que se lo dejaba en libertad, aunque, en este caso, no se trataba de una estricta cuestión de crecimiento. Así, por ejemplo, los datos correspondientes a las láminas en los tapones auriculares de las ballenas de barbas que se vuelven a capturar después de muchos años de haber sido marcadas, demuestran que el número de láminas que se forman cada año es, en general, inferior a dos, dato al que se había llegado a base de otras pruebas.

Los crustáceos constituyen un caso especial, ya que en ellos la aplicación de marcas sólo puede utilizarse normalmente para calcular el incremento por muda; a la inversa, la frecuencia de las mudas puede a veces calcularse a base de la tasa de desaparición de las marcas cuando éstas se aplican en forma que desaparecen con la muda (29). La determinación del crecimiento por muda y de la frecuencia de mudas, estableciendo ambos valores como funciones del tamaño o de la edad, proporcionan datos para calcular la tasa de crecimiento y, al respecto, uno de estos factores, o ambos, pueden calcularse a base de las marcas. Por ejemplo, los datos sobre el crecimiento por muda se obtuvieron mediante el marcado de la centolla (10), relacionándolos luego con la frecuencia de las mudas calculadas por otros procedimientos. Tales datos proporcionan las tasas de crecimiento y las estimaciones sobre la edad a base de una verdadera escala cronológica, cuyo origen, sin embargo, no siempre es conocido. Los datos sobre el crecimiento basados en la aplicación de marcas en las primeras etapas vitales, sirven para calcular la edad de los crustáceos en el momento del reclutamiento (42). Costello preguntó si habían seguido adelante los ensayos destinados a determinar la edad de la centolla tomando como base el análisis de la estructura de los pedúnculos oculares; evidentemente, la respuesta fue negativa.

Por último, se indicó que, en relación con los estudios sobre crecimiento, los experimentos de senalación o marcado, podían utilizarse para calcular el propio crecimiento, para estudiar el efecto que en éste ejerce la aplicación de marcas o para comprobar las estimaciones sobre edades. Puede estudiarse el efecto que ejerce el marcado sobre el crecimiento con objeto de mejorar los métodos de aplicación de marcas o de corregir los resultados de los experimentos destinados a calcular el propio crecimiento, o bien como parte de una evaluación de la utilidad general de los diferentes tipos de marcas para otros fines, entre ellos la estimación de la mortalidad. Debe advertirse que, por lo regular, estos distintos objetivos de los experimentos de marcado en relación con el crecimiento y con la edad, no pueden cumplirse simultáneamente. Sin embargo, tal vez sería posible dejar establecido que, un determinado tipo de marca, por ejemplo, no ejerce ningún efecto sobre el crecimiento en una población o especie para las cuales se dispone de cálculos sobre la edad (mediante experimentos en estanques y el análisis de las edades de los peces capturados), y llegar a la conclusión de que, por tal motivo, el mismo tipo de marca podría probablemente utilizarse para determinar la tasa de crecimiento y, en consecuencia, la composición por edades de otra población o bien de especies afines acerca de las cuales, por alguna razón, se carece de datos sobre edades.

Sección 2.2

Estimación de mezclas, dispersiones y migraciones; identificación de poblaciones

Relatores: L.M. Dickie y W. Templeman

Dos de los trabajos presentados (15, 49) se ocupan concretamente de la definición y medición de las componentes direccionales y aleatorias que influyen en los movimientos de los peces, tomando como base los datos que proporcionan la recuperación de marcas y la variación de los parámetros de la población. Como al tratarse de los coeficientes de los componentes de las mezclas aleatorias, existe la probabilidad de que los cálculos que se basen en la recuperación de marcas sean un tanto elevados, las cifras correspondientes pueden comprobarse con los cálculos del volumen de mezcla que se requiere para producir los cambios que se han observado en la variancia de la talla según la edad (15). Las estimaciones de la componente estocástica que se basan en el marcado, se utilizan para corregir las tasas de las "pérdidas" rencia el tiempo o el espacio. Los resultados de los estudios indican que existen cambios estacionales en las componentes direccionales y aleatorias que rigen los movimientos. Aunque estos cambios pueden relacionarse con variables ambientales como, por ejemplo, la temperatura, la magnitud del cambio de ambas componentes suele ser demasiado grande para indicar la posibilidad de que exista una relación directa de causa a efecto.

Algunos de los documentos se ocuparon del tema general de "la vuelta a casa" en espe-

cies distintas del salmón (7, el lucio amarillo; 20, el lenguado; 21, la umbla y la perca). Los experimentos de marcado de estas especies en sus concentraciones para la freza indicaron la posibilidad de que, en los períodos que median entre las épocas de desove, existan mezclas muy amplias, mientras que, en los desoves posteriores se observa en los peces una notable tendencia a regresar precisamente a la misma zona donde fueron marcados y, evidentemente, en la misma época del ciclo estacional en que se les aplicaron originalmente las señales. Hile comunicó que había obtenido una experiencia similar con la trucha del lago Michigán.

En las vieiras (44) y los caracoles de mar (28) casi no se observó ningún alejamiento respecto al punto en que se les puso en libertad, aun después de transcurridos algunos años, aun cuando las observaciones hechas en ciertos ejemplares indican que éstos no se mantienen, en modo alguno inactivos. Parece que las poblaciones de centellas, aunque estén próximas unas a otras, tienden a mezclarse poco entre sí, a pesar de que sus movimientos entre la orilla y mar adentro en las épocas de desove, son bastante apreciables (10). Tampoco se mezclan las poblaciones del mar de Behring y las que existen al sur de la península de Alaska.

Los desplazamientos contracorriente del salmón "chinook", desovado en otoño han sido observados en detalle por períodos hasta de 15 horas, mediante un marbete supersónico (14). En los ejemplos examinados, se comprobó que el pez se desplazaba río arriba siguiendo ciertas rutas próximas a la orilla. No se advirtió ningún comportamiento anormal motivado por las frecuencias relativamente elevadas de las ondas supersónicas utilizadas.

Se dieron a conocer los últimos adelantos que se han logrado en la identificación de poblaciones mediante la utilización de características distintivas naturales como, por ejemplo, los parásitos (6, 52) y los grupos sanguíneos (50). Se indicaron al respecto los cinco requisitos que había que tener en cuenta en la utilización de los parásitos como indicadores de poblaciones (6), a saber: (a) elevada tasa de infestación; (b) simplicidad del ciclo biológico; (c) longitud adecuada del ciclo de vida; (d) estabilidad; (e) amplia tolerancia al medio ambiente. Se mencionó el hecho de que varias especies de mixosporidios parásitos de la vesícula biliar del merlán del Mar del Norte y del eglefino de las Islas Feroe, cumplían estos requisitos en grado suficiente como para servir de indicadores biológicos de las poblaciones (6). Los resultados de los análisis indican que las poblaciones de merlán de la parte meridional y de la parte septentrional del Mar del Norte son virtualmente distintas, salvo en la región del Banco Dogger y que, a su vez, el merlán del sector septentrional del Mar del Norte constituye un grupo separado del que se encuentra en las Islas Feroe. Análogamente, el eglefino de la plataforma continental de estas islas vive, al parecer, separadamente del que ocupa los bancos situados más afuera. La frecuencia con que se encuentran formas adultas de Lernaeocera en el bacalao puede utilizarse para diferenciar las poblaciones que regularmente se mueven en las aguas riberenas de Terranova de las poblaciones que permanecen todo el año en los bancos de alta mar (52). Kasahara hizo una reseña de los estudios de la distribución del salmón "sockeye" de la Bahía de Bristol, en Alaska, utilizando para ello el parásito Trianopherus que sólo se encuentra en los salmones de esta región. Se mencionó el hecho que el Dr. Sindermann había publicado los resultados de algunas investigaciones sobre el empleo satisfactorio de la frecuencia de parásitos y de los grupos sanguíneos para diferenciar unidades de "stocks" en las poblaciones de arenques del Golfo de Maine. Larkin y Costello comunicaron que actualmente se estaba intentando utilizar la inoculación deliberada de parásitos como técnica de marcado. Bertelsen mencionó los prometedores resultados obtenidos por el Dr. K. Sick (Universidad de Copenhague) mediante la aplicación de las técnicas de electroforesis por zonas al análisis de la hemoglobina de los peces en los estudios sobre razas. 1/

En los últimos ensayos sobre el empleo de los grupos sanguíneos para identificar las poblaciones (50), se encontraron antígenos para todos los alelos del complejo de genes sometido a estudio. Este procedimiento constituye un valioso instrumento para identificar las poblaciones y medir la magnitud de las mezclas. En el debate respectivo se indicó que la producción de antígenos extraídos de animales había sido un obstáculo importante hasta hace poco tiempo en que se introdujeron los fitoaglutinantes, principalmente los preparados a base de jugos de frijoles.

Sección 2.3

Estimación del volumen de las poblaciones y de las tasas de mortalidad

Relatores: J.A. Gulland y E.D. Le Cren

En los trabajos relacionados con esta sección se describe una gran variedad de situaciones en las cuales, mediante la aplicación de métodos diversos, pueden obtenerse estimaciones del volumen de la población o de las tasas de mortalidad. En los casos más sencillos, cuando tanto la aplicación como el rescate de marcas está a cargo del experimentador, el volumen de la población puede estimarse mediante el método de Petersen (o el índice de Lincoln) y sus modificaciones; la teoría fue revisada (58), pu-

1/ Desde entonces, se ha publicado una reseña preliminar de este trabajo; K. Sick, Haemoglobin Polymorphism in Fishes, (El polimorfismo hemoglobínico en los peces); Nature, 192 (4805), 2 diciembre 1961.

de marcas observadas, a las que se recurre para calcular las tasas de mortalidad (49) (véase la Sección 2.3). El debate sobre los resultados del marcado puso de manifiesto el hecho de que varios investigadores se han mostrado partidarios de diferentes métodos para calcular los coeficientes de ponderación, incluso el empleo de un coeficiente común para todos los rescates, la determinación de coeficientes en función del tiempo que el pez permanece en libertad, y la estratificación de las runflas que existen en los cardúmenes, tomando como refediendo aplicarse el método respectivo a los peces de agua dulce (21) y a los peces marinos (31) y con algunas ampliaciones que permiten registrar los rescates realizados por los pescadores comerciales, a los moluscos (28) y a los crustáceos (29). Aunque el modelo permite obtener un valor teórico para la variancia de la estimación (56), Robson juzgó que, como aquél tenía carácter determinante, la verdadera variancia habría de ser superior a la indicada por el valor teórico. Dicho modelo daba también lugar a cálculos con inclinaciones viciadas (4) cuando existe una correlación entre la probabilidad de aplicación de la marca y la posibilidad de que ésta aparezca en muestras subsiguientes; esta desviación de la estimación puede ser grave cuando el arte realiza una selección directa del pez marcado (por ejemplo, los discos de Petersen enganchados en las redes de enmalle (26)). Mediante ampliaciones sencillas, es posible calcular las tasas de mortalidad o de reclutamiento (58), aunque en muchas situaciones la hipótesis de que el reclutamiento es proporcional a la población actual puede no ajustarse a la realidad. Si la población es constante, la disminución de la proporción de ejemplares marcados (principalmente a causa del reclutamiento) puede utilizarse como una estimación de la mortalidad (31).

De un modo más general, la disminución del número de ejemplares marcados o, mejor aún, del número de éstos por unidad de esfuerzo, proporcionará la tasa de la pérdida total (10, 13, 22, 35). Aunque en aquélla quedan comprendidas las tasas que, por mortalidad atribuída a la pesca y por causas naturales se consideran típicas de la población, también se toman en consideración el desprendimiento u otras pérdidas de marcas o bien el aumento de la mortalidad de los ejemplares marcados y un factor por emigración (35), particularmente si se trata de operaciones de rescate que se realizan sólo en una extensión pequeña. Por extrapolación al tiempo cero, o por otro procedimiento, puede obtenerse una estimación de la mortalidad debida a la pesca o de la mortalidad por unidad de intensidad de pesca y, basándose en cálculos independientes de la mortalidad total, puede estimarse la mortalidad natural (8, 10, 22, 35). Tales estimaciones han demostrado una concordancia aceptable con las que se han hecho recurriendo a otros métodos, en el caso de la platija del Mar del Norte (35), la centolla del Mar de Behring (10), el lucio de los Grandes Lagos (62), los caracoles de mar (28) y las vieiras (44).

Otra comprobación posible consiste en tomar las estimaciones de la mortalidad debida a la pesca deducidas a base del rescate de marcas y relacionarlas con la intensidad de pesca (es decir, el esfuerzo por unidad de superficie) en la región en que se aplican las marcas; este procedimiento ha permitido un mejor ajuste que el que se obtiene al relacionar la mortalidad calculada a base de datos sobre la edad con la propia intensidad de pesca (8).

En situaciones especiales, las marcas pueden ser recuperadas después de la muerte de los ejemplares marcados; esto puede ayudar a formular estimaciones de la mortalidad debida al marcado o de la mortalidad natural, o bien a eliminar todas las pérdidas, salvo las causadas por la pesca (28, 44).

La mortalidad por pesca puede estimarse también suponiendo diversos valores para la tasa de las pérdidas y calculando, a base de ellos y de los datos que se conocen sobre las marcas recuperadas, la supervivencia de la población de peces marcados; la proporción de esta población que se recupere en cualquier intervalo puede correlacionarse con el esfuerzo de pesca en el mismo período (13).

También se ha empleado el marcado para calcular las capturas no comunicadas (7), aunque este método depende de que todas las secciones de las pesquería respectiva tengan igual probabilidad de transmitir los datos sobre marcas.

Otro uso especial de la operación de marcado comprende los casos en que la pesca se realiza en una pequeña zona, en la que el número de marcas colocadas se conoce previamente y permite determinar la eficacia de los artes de pesca en una población de densidad ya establecida. Dickie manifestó que con este sistema se ha demostrado que en fondos irregulares el rendimiento de la captura de vieiras mediante el rastreo registraba niveles bajos, que llegaban hasta el 10 por ciento.

Relación de las colaboraciones clasificadas por temas del Programa

Colaboración	Tema del programa 1.1 Marcas y aditamentos	1.2 Condición de los peces, métodos de captura, etc.; mortalidad ocasionada por las marcas	1.3 Recuperación de marcas	2.1 Crecimiento	2.2 Mezclas, dispersiones, migraciones	2.3 Volumen de la población y tasas de mortalidad
No. 1 (Marr, J.C.)	(x)	x				
No. 2 (Nielsen, J.)	x					
No. 3 (Horsted, S.A.)			x			
No. 4 (Junge, C.O.)						x
No. 5 (Holt, S.J.)			x			
No. 6 (Kabata, Z.)					x	
No. 7 (Crowe, W.R., E.G. Karvelis, y L.S. Joeris)					(x)	x
No. 8 (Myhre, R.J.)	(x)	(x)	x			x
No. 9 (Thompson, J.M.)	x					
No. 10 (Cleaver, F.C.)	(x)			x	(x)	(x)
No. 11 (Trefethen, P.S. y A.J. Novotny)	x					
No. 12 (Kohler, A.C.)				x		
No. 13 (Dickie, L.M.)		x	(x)			x
No. 14 (Trefethen, P.S.)	(x)				x	
No. 15 (Jones, R.)					x	
No. 16 (McCracken, F.D.)	x		(x)			
No. 17 (Wise, J.P.)	x	x				
No. 18 (Beverton, R.J.H.y B.C. Bedford (a))	x					
No. 19 (Parker, R.R., E.C. Black y P.A. Larkin)	x					
No. 20 (Kotthaus, A.)		(x)		x	(x)	
No. 21 (Le Cren, E.D. y C. Kipling)	(x)				x	x
No. 22 (Allen, K. Radway (a))	x					(x)
No. 23 (Costello, T.J.)	x			(x)		
No. 24 (Hartt, A.C.)	(x)	(x)				
No. 25 (Williams, T.)	x					
No. 26 (Andersen, K.P. y O. Bagge)	(x)	(x)		(x)		x
No. 27 (Hansen, P.M.)	x			(x)		
No. 28 (Hancock, D.A.)	(x)			x	(x)	x
No. 29 (Simpson, A.C.)	x			(x)		(x)
No. 30 (Jensen, A.C.)	x	(x)		(x)		
No. 31 (Kelly, G.F. y A.M. Barker (a))						x
No. 32 (Kelly, G.F. y A.M. Barker (b))				x		
No. 33 (Fritz, R.L.)			x			
No. 34 (McDermott, J.P. y R. Livingstone, Jr.)		x				
No. 35 (Gulland, J.A. (a))						x
No. 36 (Gulland, J.A. (b))	x					
No. 37 (Paulik, G.J. (a))		x				
No. 38 (Paulik, G.J. (b))			x			
No. 39 (Gerking, S.D.)	x					
No. 40 (Margetts, A.R.)			x			
No. 41 (Garrod, D.J.)				x		
No. 42 (Hayes, M.L.)				(x)		
No. 43 (de Veen, J.F.)	(x)		x			
No. 44 (Posgay, J.A.)	(x)		x	x	(x)	(x)
No. 45 (Templeman, W.)	x		(x)			
No. 46 (Mather, Frank J., III)	x					
No. 47 (Templeman, W. y T.K. Pitt)	x		(x)			
No. 48 (Sandeman, E.J. y E.I.S. Rees)		x				
No. 49 (Schaefer, Milner B., B.M. Chatwin y G.C. Broadhead)	(x)				(x)	(x)

Colaboración	1.1 Marcas y aditamentos	1.2 Condición de los peces, métodos de captura, etc; mortalidad ocasionada por las marcas	1.3 Recuperación de marcas	2.1 Crecimiento	2.2 Mezclas, dispersiones, migraciones	2.3 Volumen de la población y tasas de mortalidad
No. 50 (Marr, John C. y Lucian Sprague)					x	
No. 51 (Aslanova, N.E.)	x					
No. 52 (Templeman, W. y A.M. Fleming)					x	
No. 53 (Ancellin, J.)	x	(x)				
No. 54 (Letaconnoux, R.)	(x)					
No. 55 (Allen, K. Radway (b))						x
No. 56 (Eipper, A.E., J.L. Forney y D.S. Robson)					(x)	x
No. 57 (Parrish, B.B. y G. McPherson)	x	(x)	(x)			
No. 58 (Pope, J.A.)					(x)	x
No. 59 (Beverton, R.J.H. y B.C. Bedford (b))		x				
No. 60 (Wilimovsky, N.J.)	x					
No. 61 (Reintjes, John W.)	x					
No. 62 (Muir, B.S.)						x

x - aspecto de que se trata principalmente
(x) - aspecto al que se hace referencia solo incidentalmente
Trabajos descriptivos de carácter general: 7, 42, 51

APPENDIX 1

List of Contributions to the Symposium
Liste des contributions au Symposium
Lista de las contribuciones al Simposio

1. MARR, J. C.: Note on the return rate of tagged skipjack, *Katsuwonus pelamis*, and the effects of handling
2. NIELSEN, J.: Comparison between different types of tags used on cod, char and salmon in Subarea 1
3. HORSTED, S. A.: On non-reported recaptures from Danish tagging experiments on cod, Subarea 1
4. JUNGE, C. O.: A quantitative evaluation of the bias in population estimates based on selective samples
5. HOLT, S. J.: Tagging experiments and the theory of advertising
6. KABATA, Z.: Parasites as biological tags
7. CROWE, W. R., E. G. KARVELIS, and L. S. JOERIS: The movement, heterogeneity, and rate of exploitation of walleyes in northern Green Bay, Lake Michigan, as determined by tagging
8. MYHRE, R. J.: A study of errors inherent in tagging data on Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*)
9. THOMSON, J. M.: The tagging and marking of marine animals in Australia
10. CLEAVER, F. C.: Bering Sea king crab (*Paralithodes camtschatica*) tagging experiments
11. TREFETHEN, P. S. and A. J. NOVOTNY: Marking fingerling salmon with trace elements and non-radioactive isotopes
12. KOHLER, A. C.: Use of tagging data in Subarea 4 cod growth investigations
13. DICKIE, L. M.: Estimation of mortality rates of Gulf of St. Lawrence cod from results of a tagging experiment
14. TREFETHEN, P. S.: Sonic fish tracking
15. JONES, R.: Some investigations of haddock movements
16. McCRACKEN, F. D.: Comparison of tags and techniques from recoveries of Subarea 4 cod tags
17. WISE, J. P.: Factors affecting number and quality of returns from tagging cod with different tags and using different methods of capture in ICNAF divisions 4X and 5Y in 1957
18. BEVERTON, R. J. H., and B. C. BEDFORD (a): The effect on the return rate of condition of fish when tagged
19. PARKER, R. R., E. C. BLACK, and P. A. LARKIN: Some aspects of fish-marking mortality
20. KOTTHAUS, A.: Tagging experiments with the North Sea sole (*Solea solea*) in 1959 and 1960
21. LE CREN, E. D., and C. KIPLING: Some marking experiments on spawning populations of char
22. ALLEN, K. RADWAY (a): A review of tagging experiments in New Zealand
23. COSTELLO, T. J.: The use of stains in shrimp mark-recapture experiments
24. HARTT, A. C.: Problems in tagging salmon at sea
25. WILLIAMS, T.: Tests of efficiency of various kinds of tags and methods of attachment on plaice, cod, sole and whiting
26. ANDERSEN, K. P., and O. BAGGE: The benefit of plaice transportation as estimated by tagging experiments
27. HANSEN, P. M.: Tagging experiments with the Greenland shark (*Somniosus microcephalus* (Bloch and Schneider)) in Subarea 1
28. HANCOCK, D. A.: Marking experiments with the commercial whelk (*Buccinum undatum*)

29. SIMPSON, A. C.: Marking crabs and lobsters for mortality and growth studies . .
30. JENSEN, A. C.: Further field experiments with tags for haddock . . . . . .
31. KELLY, G. F., and A. M. BARKER (a): Estimation of population size and mortality rates from tagged redfish, *Sebastes marinus* L., at Eastport, Maine . . . . . .
32. KELLY, G. F., and A. M. BARKER (b): Effect of tagging on redfish growth rate at Eastport, Maine . . . . . .
33. FRITZ, R. L.: An analysis of silver hake tag returns . . . . . .
34. McDERMOTT, J. P., and R. LIVINGSTONE, Jr.: Haddock tag returns in relation to fish condition . . . . . .
35. GULLAND, J. A. (a): The estimation of fishing mortality from tagging experiments
36. GULLAND, J. A. (b): On the analysis of double-tagging experiments . . . . . .
37. PAULIK, G. J. (a): Exponential rates of decline and type (1) losses for populations of tagged pink salmon . . . . . .
38. PAULIK, G. J. (b): Detection of incomplete reporting of tags . . . . . .
39. GERKING, S. D.: Non-mutilation marks for fish . . . . . .
40. MARGETTS, A. R.: Measurement of the efficiency of recovery and reporting of tags from recaptured fish . . . . . .
41. GARROD, D. J.: The application of a method for the estimation of growth parameters from tagging data at unequal time intervals . . . . . .
42. HAYES, M. L.: King crab tagging methods in Alaska . . . . . .
43. DE VEEN, J. F.: On the tag reporting efficiency of Dutch fishing vessels . . . .
44. POSGAY, J. A.: Tagging as a technique in population studies of the sea scallop .
45. TEMPLEMAN, W.: Comparison of returns from different tags and methods of attachment used in cod tagging in the Newfoundland area, 1954 and 1955 . . .
46. MATHER, FRANK J., III: Tags and tagging techniques for large pelagic fishes .
47. TEMPLEMAN, W., and T. K. PITT: Comparison of returns of different tags and tagging methods for cod tagged in the inshore area, St. John's and Fogo, Newfoundland, 1950 . . . . . .
48. SANDEMAN, E. J., and E. I. S. REES: Some notes on the tagging of redfish, *Sebastes marinus* L., from deep water . . . . . .
49. SCHAEFER, MILNER B., B. M. CHATWIN, and G. C. BROADHEAD: Some results of tagging and recovery of tropical tunas, 1955—1959 . . . . . .
50. MARR, JOHN C., and LUCIAN SPRAGUE: The use of blood group characteristics in studying subpopulations of fishes . . . . . .
51. ASLANOVA, N. E., Methods of fish tagging in the USSR . . . . . .
52. TEMPLEMAN, W., and A. M. FLEMING: Distribution of *Lernaeocera branchialis* L. on cod as an indicator of cod movements in the Newfoundland area . . . . . .
53. ANCELLIN, J.: Herring tagging in the North Sea and eastern English Channel . .
54. LETACONNOUX, R.: A note on the tagging of long-finned tunny in the Bay of Biscay
55. ALLEN, K. RADWAY (b): A preliminary study of the efficiency of some tagging experiments in New Zealand . . . . . .
56. ROBSON D. S.: Maximum likelihood estimation of a sequence of annual survival rates from a capture-recapture series . . . . . .
57. PARRISH, B. B., and G. McPHERSON: Notes on external tagging methods in European herring research . . . . . .
58. POPE, J. A.: The design and analysis of capture-recapture experiments . . . . .
59. BEVERTON, R. J. H., and B. C. BEDFORD (b): On the effect of "holding" tagged fish for various periods before release . . . . . .
60. WILIMOVSKY, N. J.: A radioactive internal tag for herring . . . . . .
61. REINTJES, JOHN W.: An initial inquiry into a photoelectric device to detect menhaden marked with fluorescent pigments . . . . . .
62. MUIR, B. S. Estimates of mortalities and population size for the Nogies Creek maskinonge (*Esox masquinongy* Mitchill) . . . . . .

N. B. A note by O. Rodriguez Martin on the tagging of tunas in the Gulf of Cadiz, Spain (original paper No. 55 at the Symposium) has not been printed.

APPENDIX 2

A Review of Methods of Estimating Population Size from Marking Experiments

By

R. JONES

Marine Laboratory, Aberdeen

Introduction

Marking experiments can provide a means of estimating population size in a variety of situations, and these can for convenience be classified in the following way.

1. Situations in which marked animals suffer the same mortality as the unmarked population, both at the time of marking and subsequently. A number of theoretical models have been developed to deal with this type of situation and these can be sub-divided into those that take account of multiple recaptures and those that do not. By "multiple recaptures" is meant the repeated recapture of the same individuals. Multiple recapture models therefore cater for situations where the rate of recapture is comparatively high, while "single recapture" models are more appropriate when the rate of return is low, or when recaptured individuals are not returned to the population.

2. Situations in which marked animals suffer greater mortality than unmarked ones. In these situations, recapture data can sometimes be used for determining either instantaneous total or fishing mortality rates. Given one of these, estimates of population size can then be obtained for a range of values of the other. Two situations of importance occur: –

(a) When there is mortality due to marking but at the time of marking only. If this happens it is possible to determine an instantaneous total mortality rate, but not an instantaneous fishing mortality rate. Similarly, if there is incomplete reporting of tags, it is still possible to determine a total mortality rate from the decline in the rate of return of marked animals.

(b) When there is mortality due to marking, but over a period subsequent to the marking operation only. In this situation it is possible to determine an instantaneous mortality rate due to fishing, but not one due to all causes.

Situations in which marked and unmarked animals undergo the same mortality

A. No account taken of multiple recaptures

Petersen method

The simplest method, which is known as the Petersen or Lincoln Index method consists of marking animals on one occasion, and sampling for recaptures on a single occasion or over a single period of time. Thus, out of a population of N individuals suppose that T are marked. The probability of subsequently recapturing one of these marked individuals will depend, in the first place, on how they are distributed throughout the population and on the way in which the recapture effort is deployed. If one of these is random, the probability that a sampled animal is marked is $\frac{T}{N}$.

Out of a sample of n animals one would therefore expect to get exactly $\frac{nT}{N}$ marked ones.

If this number is denoted by m, then

$$m = \frac{nT}{N} \text{ and, rearranging terms, one gets}$$

$$N = \frac{nT}{m} \qquad (1)$$

This is a first estimate of population size (N) in terms of the number marked (T), the number recaptured (m) and the number sampled (n) in the process of obtaining these recaptures. A better approximation is obtained from a model in which the number of marked animals per sample is treated as a random variate. This can be done by considering the probability distribution of numbers of marked animals out of a sample of size n and this is the approach used by BAILEY (1951), CHAPMAN (1951) and SCHAEFER (1951). BAILEY showed that although the ratio $\frac{m}{nT}$ gives an unbiased estimate of $1/N$, its reciprocal is not an

Table 1.

Formulae for estimating population size (N) by the Petersen method

Reference	Type of sampling	Estimates of	
		Population size (N)	Variance of (N)
A. BAILEY, 1951	Direct	$N = \frac{Tn}{m}$	$\text{var}\, N = \frac{T^2 n\,(n-m)}{m^3}$
B. BAILEY, 1951	Direct	$N = \frac{T\,(n+1)}{m+1}$	$\text{var}\, N = \frac{T^2\,(n+1)\,(n-m)}{(m+1)^2\,(m+2)}$
C. CHAPMAN, 1951	Direct	$N = \frac{(T+1)\,(n+1)}{m+1}$	$\text{var}\, N = N^2\left[\frac{N}{nT} + 2\left(\frac{N}{nT}\right)^2 + 6\left(\frac{N}{nT}\right)^3\right]$
D. SCHAEFER, 1951	Direct	$N = \frac{(n+1)\,(T+1)}{m+1} - 1$	none given
E. (BAILEY, 1951) (CHAPMAN, 1952)	Inverse	$N = \frac{n\,(T+1)}{m} - 1$	$\text{var}\, N = \frac{(T-m+1)\,(N+1)\,(N-T)}{m\,(T+2)}$

unbiased estimate of N. To allow for this, various modifications of equation (1) have been proposed as more suitable for estimating N. These, along with their estimated variances are summarized in Table 1. The first of these equations (A), corresponds to (1) above and is included to show BAILEY's estimate of its variance. Equations (B) – (D) correct for the bias in the basic equation.

Equations (A) – (D) are appropriate to "direct" sampling. That is by sampling until a predetermined sample size (n) has been obtained. An alternative procedure known as inverse sampling is to continue sampling until a predetermined number of marked animals (m) have been recaptured. It appears (BAILEY, 1951; CHAPMAN, 1952) that the theory of this procedure is simpler than that of "direct" sampling and their equation for estimating N in this situation is given by (E) of Table 1.

Examples of population estimation, using the Petersen method are given by RICKER (1958), HANCOCK (1963), LE CREN and KIPLING (1963), SATO (1938) and SIMPSON (1963).

A number of assumptions are implicit in the derivation of the equations in Table 1; these are as follows: –

a. The marked animals are distributed representatively throughout the whole population before any recaptures are taken.
b. The marked and unmarked animals are equally liable to capture.
c. The ratio T/N remains constant throughout the period in which recaptures are taken.

The third assumption has a number of consequences of interest. If the rate of recaptureeis low, so that a considerable interval of time has to elapse before a reasonable proportion of the marked individuals has been recaptured, some account must be taken of mortality or emigration. This need not necessarily invalidate the equations in Table 1, however, provided one can assume that the mortality or emigration rates of marked and unmarked animals are the same. If they are, the ratio T/N should, as a first approximation, remain constant. The only danger then is that if recaptures are taken over too long a period, the equations in Table 1 may no longer provide the most efficient estimates of population size. Provided the necessary conditions can be satisfied, it may instead be better to use one of the other methods described below.

If the recapture of marked animals extends over a long enough period, it is necessary to take some account of "dilution", resulting from changes in population size due to recruitment or immigration. The effect of this will be to increase N, but not T, so that the ratio T/N will no longer remain constant, as required. The simplest way of allowing for this arises in those populations in which the recruits or immigrants can be distinguished from the remainder of the population by their size or age, or some morphological characteristic. In that case they can be recorded separately and excluded from the computations. If recruits or immigrants cannot be excluded in this way an alternative procedure due to PARKER (1955) may be adopted. This is based on the fact that the effect of dilution, in causing the ratio T/N to decline, must also cause the ratio m/n the proportion of marked individuals in a sample to decline. If then m/n, or some function of it can be plotted against time and extrapolated to the origin, an estimate will be obtained of m/n before dilution occurred. This method has been used by

HANCOCK (1963) for estimating the size of wheln populations.

In a later paper (PARKER, 1963), PARKER outlines a method of actually estimating the rate of recruitment, by using a model in which the rate of recruitment is assumed constant throughout the experiment. A system of equations is described for estimating the population size, and also the rates of mortality and recruitment and although these cannot be solved directly, solutions can be obtained by using the appropriate numerical techniques.

The assumption that marked and unmarked animals are equally liable to capture is important and if it does not hold, population estimates will be biassed (CARLANDER and LEWIS, 1948; JUNGE, 1963). ANDERSEN and BAGGE (1963) describe how plaice marked with Petersen discs became caught up in the material of meshes through which they would otherwise have escaped. Their chances of capture were thereby increased and to allow for this, a different type of tag had to be used.

Further theoretical considerations of this method are given by CZEN PIN (1962).

Schnabel method

The Schnabel method (SCHNABEL, 1938) is similar to the Petersen method except that marking as well as recapturing is done on a series of occasions. The fundamental difference is that whereas in the Petersen method the proportion of marked individuals $\left(\frac{T}{N}\right)$ is assumed constant, in the Schnabel method it is the population size (N) that is assumed constant. The number of marked individuals (T) is not constant, but increases as the experiment proceeds. Let T_i be the number of marked individuals in the population immediately prior to taking the i^{th} sample. Let this sample contain n_i individuals of which m_i are marked.

SCHNABEL gives the following maximum likelihood equation for estimating the population size (N).

$$\sum_i \frac{n_i T_i - m_i N}{N - T_i} = 0$$

This equation can be solved for N, the population size, by numerical methods (DELURY, 1951). Alternatively some special cases of interest have been considered by SCHNABEL. In particular if the number of marked individuals (T_i) is negligible compared with the population size (N), the equation can be simplified to give a direct estimate of N.

$$N = \frac{\sum n_i T_i}{\sum m_i}$$

CHAPMAN (1952) suggests that a better estimate would be

$$N = \frac{\sum n_i T_i}{\sum m_i + 1}$$

whilst SCHUMACHER and ESCHMEYER (1943) suggest

$$N = \frac{\sum n_i T_i^2}{\sum m_i T_i}$$

Examples of the application of this method are given by RICKER (1958), KRUMHOLZ (1944), LE CREN and KIPLING (1963) and SCHAEFER (1951).

A method for estimating mortality as well as population size

An extension of the Schnabel method in which mortality is allowed for is given by CHAPMAN (1954). It is assumed that marking and recapture take place on each of a series of occasions and that the survival rate is constant and the same for tagged as for untagged individuals. Using the method of maximum likelihood, a pair of equations are derived to provide estimates by numerical methods of the survival rate and of the number at the time of the first marking.

B. Account taken of multiple recaptures

Methods that take account of multiple recaptures have been described by a number of authors, and many of these accounts have been reviewed by POPE (1963). Instances of multiple recaptures do not often arise in fisheries work but examples have been described by LE CREN and KIPLING (1963) for char in Lake Windermere and by KELLY and BARKER (1963) for redfish in Eastport, Maine. Theoretical models that take account of multiple recaptures can differ in any of the following ways: –

a. According to whether they allow for survival and dilution rates separately, or together, or not at all.
b. According to whether individuals that have been recaptured and marked more than once are grouped, and if so, what method of grouping is used.
c. According to whether the models are deterministic, or stochastic.

A summary of some of the main papers dealing with multiple capture, recapture analysis is given in Table 2 to show which of the various combinations of treatment have been dealt with by different authors.

With the exception of BAILEY's "triple catch method", the methods used lead to equations that can only be solved by numerical methods.

JACKSON (1939) describes two kinds of census. Firstly,

Table 2.

Showing the scope of some of the main papers dealing with multiple recapture analysis

Author	Method of grouping*	Parameters estimated			Remarks
		Survival rate	Dilution rate	Size of population	
Bailey, 1951	earliest mark only	constant	–	+	Deals with Jackson's "negative" method
Bailey, 1951	earliest mark only	constant	constant	+	Triple catch method
Leslie & Chitty, 1951...	A	constant	–	–	Discusses methods of grouping
	B	constant	–	–	–
Moran, 1952	A & B	–	–	–	Discusses methods of grouping
Leslie, 1952.....	B	constant	variable	+	–
Leslie, 1952.....	A	variable	–	+	–
Leslie, 1952.....	B	variable	–	+	–
Hammersley, 1953	–	variable	–	+	–
Darroch, 1958	–	–	–	+	Discusses whether sample size should be fixed or variable
Darroch, 1959	–	–	variable	+	–
Darroch, 1959	–	variable	–	+	–
Darroch, 1959	–	variable	variable	+	–
Jolly, 1963	B	variable	variable	+	–

*Method of grouping –

A recaptures grouped according to number of marks.

B recaptures grouped according to time since they were previously captured.

in his "negative" method, individuals are marked on several occasions, but only one sample is taken, at the end of the experiment, for recapture purposes. This method is used by Jackson for estimating population size and survival rate. Secondly, in his "positive" method individuals are marked on one occasion only but samples for recapture purposes are taken on a series of subsequent occasions. Jackson uses this method to estimate population size and birth and immigration rates. Bailey (1951) attempted a maximum likelihood solution of Jackson's "negative" method and, at the expense of a small loss of information grouped recaptures using the earliest mark only.

Various methods of grouping recaptured animals have been used. For example, Jackson (1936, 1939, 1948) and Fisher and Ford (1947) grouped recaptures according to the number of marks, so that an individual was counted as many times as it had marks. An alternative method of grouping was proposed by Leslie and Chitty (1951). This consisted of grouping marked individuals according to the time since they were previously recaptured. Both Leslie and Chitty (1951) and Moran (1952) showed that this method was more efficient than grouping by the numbers of marks.

Hammersley (1953) pointed out that all previous models were deterministic or semi-probabilistic and developed a partially stochastic model with deterministically operating death rates for estimating death rates and population size by numerical methods. This paper was later criticized by Darroch (1958, 1959) who developed stochastic models for estimating population size, death rates and dilution rates.

Experiments in which marked and unmarked individuals undergo different mortalities

The importance of mortality, or survival rates in the estimation of population parameters can be deduced directly from the basic Petersen type equation.

$$\text{Since } N = n\frac{T}{m}$$

one can also write

$$N = n \div \left(\frac{m}{T}\right)$$

Now, $\frac{m}{T}$ is the proportion of marked animals that are returned during the period in which the sample of n individuals is collected. If some assumptions are made about the rate of decline of the marked animals, the ratio m/T can be expressed as a function of their instantaneous mortality rates. In particular, if the T marked animals are subject to a constant instantaneous total mortality rate Z, due partly to fishing (F) and partly to natural causes (M) it is easily shown that

$$\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}(1 - e^{-Zt})$$

where t is the length of time during which the m recaptures are taken. Of special interest is the case when t is infinitely long, in which case

$$\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}$$

and

$$N = n\frac{Z}{F}$$

In this case, n usually refers to the total yield in numbers from a year-class throughout its life which corresponds with the virtual population of FRY (1949). N then becomes an estimate of the initial size of the year-class. Also of interest is the case when $t = 1$ year, so that $\frac{m}{T} = \frac{F}{Z}(1 - e^{-Z})$ and m is then the number of recaptures in the first year only. This ratio is referred to as the "rate of exploitation" (u) by RICKER (1958). In this case the sample size n can be thought of in two ways. If it refers to the number of a single year-class caught during one year, then N becomes an estimate of the size of that year-class at the beginning of the year. If it refers to the numbers of all year-classes caught in one year, then, excluding considerations of recruitment, N becomes an estimate of the population size at the beginning of that year.

The determination of population size from the virtual population using tagging data to determine $F/Z(1 - e^{-Zt})$ can therefore be thought of as the application of the Petersen method to the special case where the recaptures are made as the result of the commercial exploitation of the population.

The importance of this way of expressing the problem becomes apparent if the tagging data are subject to certain limitations. In particular: –

a. If there is some mortality of marked animals at the time of liberation, as a result of the marking operation.
b. If there is incomplete reporting of the marks.
c. If as a result of marking the mortality rate of marked individuals subsequent to the marking operation is different from that of unmarked individuals.

Errors arising due to (a) or (b) are referred to by RICKER (1958) as Type A errors. Those due to (c) as Type B errors.

Type A errors only

Errors due to (a) above mean that T is unknown, whilst errors due to (b) affect the observed value of m. In either case, therefore, the ratio m/T is biased, so that the quantity $F/Z(1 - e^{-Z})$ can no longer be determined from the returns of marked animals alone.

However, Type A errors do not affect the subsequent total mortality rate of marked animals as judged by the rate of decline of the number recaptured per unit time. It is therefore still possible to determine the total instantaneous mortality rate (Z) from the rate of decline of marked animals. Estimates of population size can then be made for a range of likely values of F (or M).

A number of methods have been described for estimating the total mortality (or survival) rate from tag returns.

1. JACKSON (1939) gives a formula for estimating the proportion surviving from one year to the next (S) as

$$S = \frac{m_2 + m_3 + m_4 \ldots\ldots\ldots m_n}{m_1 + m_2 + m_3 \ldots\ldots\ldots m_{n-1}}$$

where $m_1\ m_2 \ldots\ldots m_n$ refer to the numbers recaptured in successive periods of time.

If the successive periods of time are not equal to 1 year but to a period p say, then this formula gives an estimate of S^p.

Examples of the application of this method are given by RICKER (1958) and CLEAVER (1963). Given S, Z can be calculated from the equation $Z = -\log_e S$.

2. Method (1) gives an estimate of survival rate that is weighted by the numbers returned in successive periods. An unweighted estimate can be obtained by plotting the natural logarithms of the numbers returned against the period in which they were returned. This gives a relationship with a slope equal to $-Zp$, from which Z may be determined. This method, which has been used by a number of authors is referred to later in more detail.

Examples are given by RICKER (1958), CLEAVER (1963), DICKIE (1963), and ANDERSEN and BAGGE (1963).

3. In both methods (1) and (2) it is assumed that the rate of decline in recaptures is representative of the rate of decline of the surviving marked individuals. Strictly speaking this will only be true if the mortality rate is constant, and although the effects of changes in fishing effort, for example, can be allowed for by converting the numbers recaptured to numbers recaptured per unit of fishing effort this is only an approximation. A method of estimating survival rates when both the survival rate and the rate of recapture vary, quite arbitrarily from year to year is described by ROBSON (1963). For its application individuals are marked and recaptured during successive periods, as indicated for 6 periods, for example, in the diagram below.

Period	1	2	3	4	5	6	Total recaptures
	T_1	m_{12}	m_{13}	m_{14}	m_{15}	m_{16}	m_1
		T_2	m_{23}	m_{24}	m_{25}	m_{26}	m_2
			T_3	m_{34}	m_{35}	m_{36}	m_3
				T_4	m_{45}	m_{46}	m_4
					T_5	m_{56}	m_5
Total recaptures		C_2	C_3	C_4	C_5	C_6	

$T_1 \ldots\ldots T_5$ are the numbers marked in periods 1–5 respectively, m_{ij} is the number recaptured in period j out of the number (T_i) marked in period i.

m_i is the total number recaptured out of the number (T_i) marked in period i.

C_i is the total number recaptured in period i. The formula given by Robson (1963) for determining the survival rate S_i from period i to period $i+1$ is

$$S_i = \frac{T_i+1}{T_i} \cdot \frac{m_i}{m_i+1}\left[\frac{(m_1+m_2+..m_i)-(C_2+C_3+..C_{i+1})}{(m_1+m_2+..m_i)-(C_2+C_3+..C_i)}\right]$$

This is a maximum likelihood estimate, and estimators of variance and covariance are also given.

4. Another maximum likelihood approach is developed by Gulland (1955) who derives maximum likelihood estimates of the instantaneous fishing and natural mortality rates F and M. He shows that $\frac{\Sigma t_i}{m}$ is an unbiased estimate of $1/Z$. As a first approximation, $\frac{m}{\Sigma t_i}$ could therefore be used as an estimate of Z. Here m is the total number recaptured and Σt_i is the cumulative time absent of these m individuals.

Type B errors only

If the physical act of marking causes animals to die at a greater rate than they otherwise would do, subsequent to the marking operation, then their total instantaneous mortality rate will be an overestimate of the normal rate.

It is still possible, however, to obtain estimate of F, the fishing mortality rate, free from this bias providing the excess mortality of marked animals is due only to the presence of the marks, and not to a greater vulnerability to capture. Estimates of population size can then be obtained for different values of the natural mortality rate M. There are two methods for estimating F from tagging data.

1. Gulland's (1955) maximum likelihood estimate of F is unaffected by Type B errors and is given by:

$$F = \frac{m^2}{T\,\Sigma t_i}$$

2. Beverton and Holt (1956) and Jones (1956) show that by plotting the natural logarithms of the numbers returned against the period returned a line with a slope of $-Zp$ is obtained. The effect of Type B errors is to overestimate Z when estimated in this way. They do not, however, alter the estimate of F that can be made from the intercept of this line on the ordinate at the point corresponding to zero time. More precisely, if marked animals are returned in successive periods, numbered 0, 1, 2 etc. and each of duration p then m_t, the number returned in period number t is given by

$$m_t = \frac{TFe^{-Zlp}\,(1-e^{-Zp})}{Z}$$

so that

$$\log_e m_t = \log_e T + \log_e F + \log_e \frac{(1-e^{-Zp})}{Z} - Zlp$$

Then when $t = 0$, the intercept I becomes

$$I = \log_e T + \log_e F + \log_e \frac{(1-e^{-Zp})}{Z}$$

and, on re-arranging terms, and taking antilogarithms

$$F = \frac{Ze^{I}}{T(1-e^{-Zp})}$$

Table 3.

Classification of marking experiments

Marked and unmarked individuals experience the same rates of mortality or emigration.	No account taken of multiple recaptures. Account taken of multiple recaptures.
Mortality due to marking but at the time of marking only. Incomplete reporting of marks.	Possible to determine instantaneous total mortality rate only.
Mortality due to marking, but subsequent to time of marking only.	Possible to determine instantaneous recapture rate only (i.e. instantaneous fishing mortality rate in most instances).

The fact that Z is too large, because of Type B errors does not invalidate this estimate of F, since the intercept I is itself a function of Z.

PALOHEIMO (1958) gives a modification of this method, an example of which is given by DICKIE (1963).

Summary

A summary of the way in which tagging experiments have been grouped in this paper is given in Table 3. From this it will be appreciated that many of the more sophisticated methods of estimating population size usually cannot be applied to fish stocks for the simple reason that the mortality rates of marked and unmarked individuals are rarely the same. Only too often, there is reason to believe that marking can cause mortality not only at the time of liberation but also subsequently. In this situation, estimates of population size from tagging data alone cannot be exact although there may be instances in which useful approximations can be made.

A more encouraging viewpoint is that with the gradual improvement of marking techniques the time may come when this obstacle can be overcome. When this happens some, or all of the more sophisticated techniques will become applicable, and there will be much to be gained by sampling for marked animals according to a special design, instead of relying solely on the commercial exploitation of the stock for the return of marked individuals.

References

ANDERSEN, K. P., & BAGGE, O., 1963. "The benefit of plaice transportation as estimated by tagging experiments". ICNAF Spec. Publ., No. 4: 166–71.

BAILEY, N. T. J., 1951. "On estimating the size of mobile populations from recapture data". Biometrika, *38*: 293–306.

BEVERTON, R. J. H., & HOLT, S. J., 1956. "A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling". Rapp. Cons. Explor. Mer, *140*(1): 67–83.

CARLANDER, K. D., & LEWIS, W. M., 1948. "Some precautions in estimating fish populations". Progr. Fish. Cult., *10*: 134–37.

CHAPMAN, G. C., 1951. "Some properties of the hypergeometric distribution with applications to zoological sample censuses". Univ. Calif. Publ. Statist., *1*: 131–60.

CHAPMAN, D. G., 1952. "Inverse, multiple and sequential sample censuses". Biometrics, *8*: 286–306.

CHAPHAN, D. G., 1954. "The estimation of biological populations". Ann. math. Statist., *25*: 1–15.

CLARKE, F. N., & JANSSEN, J. F., 1945. "Movements and abundance of sardine as measured by tag returns". Fish. Bull., Sacramento, No. 61: 7–42.

CLEAVER, F. C., 1963. "Bering Sea king crab (*Palithodes camtschatica*) tagging experiments". ICNAF Spec. Publ., No. 4: 59–63.

CZEN PIN, 1962. "On the minimax estimate of population size". Zastosowania Mat., *6*: 137–48.

DARROCH, J. N., 1958. "The multiple-recapture census. I. Estimation of a closed population". Biometrika, *45*: 343–59.

DARROCH, J. N., 1959. The multiple-recapture census. II. Estimation when there is immigration or death". Biometrika, *46*: 336–51.

DICKIE, L. M., 1963. "Estimation of mortality rates of Gulf of St. Lawrence from results of a tagging experiment". ICNAF Spec. Publ., No. 4: 71–80.

DELURY, D. B., 1947. "On the estimation of biological populations". Biometrics, *3*: 145–67.

DELURY, D. B., 1951. "On the planning of experiments for the estimation of fish populations". J. Fish. Res. Bd Can., *8*: 281–307.

FISHER, R. A., & FORD, E. B., 1947. "The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth, *Panaxia dominula* L". Heredity, *1*: 143–74.

FRY, F. E. J., 1949. "Statistics of a lake trout fishery". Biometrics, *5*: 27–67.

GRAHAM, M., 1938. "Rates of fishing and natural mortality from the data of marking experiments". J. Cons. int. Explor. Mer, *13*: 76–90.

GULLAND, J. A., 1955. "On the estimation of population parameters from marked members". Biometrika, *42*: 269–70.

HAMMERSLEY, J. M., 1953. "Capture-recapture analysis". Biometrika, *40*: 265–78.

HANCOCK, D. A., 1963. "Marking experiments with the commercial whelk (*Buccinum undatum*)". ICNAF Spec. Publ., No. 4: 176–87.

HOWARD, G. V., 1963. "A study of the tagging method in the enumeration of sockeye salmon populations". Bull. int. Pacif. Salm. Fish Comm., No. 2: 9–66.

JACKSON, C. H. N., 1936. Some new methods in the study of *Glossina morsitans*". Proc. zool. Soc. Lond., 811–96.

JACKSON, C. H. N., 1939. "The analysis of an animal population". J. Anim. Ecol., *8*: 238–246.

JACKSON, C. H. N., 1948. "The analysis of a Tsetse-fly population III". Ann. Eugen., Lond., *14*: 91–108.

JOLLY, G. M., 1963. "Estimates of population parameters from multiple recapture data with both death and dilution deterministic model". Biometrika, *50*: 113–28.

JONES, R., 1956. "The analysis of trawl haul statistics with particular reference to the estimation of survival rates". Rapp. Cons. Explor. Mer, *140*(1): 30–39.

JUNGE, C. O., 1963. "A quantitative evaluation of the bias in population estimates based on selective samples". ICNAF Spec. Publ., No. 4: 26–28.

KELLY, G. F., & BARKER, A. M., 1963. "Estimation of population size and mortality rates from tagged redfish *Sebastes marinus* L., at Eastport, Maine". ICNAF Spec. Publ., No. 4: 204–09.

KRUMHOLZ, L. A., 1944. "A check on the fin clipping method for estimating fish populations". Pap. Mich. Acad. Sci., *29*: 281–91.

LE CREN, E. D., & KIPLING, C., 1963. "Some marking experiments on spawning populations of char". ICNAF Spec. Publ., No. 4: 130–39.

LESLIE, P. H., 1952. "The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. II. The estimation of total numbers". Biometrika, *39*: 363–88.

LESLIE, P. H., & CHITTY, D., 1951. "The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. I. The maximum likelihood equations for estimating the death-rate". Biometrika, *38*: 269–92.

MORAN, P. A. P., 1952. "The estimation of death-rates from capture-mark-recapture sampling". Biometrika, *39*: 181–88.

PALOHEIMO, J. E., 1958. "Determination of natural and fishing mortalities of cod and haddock from analysis of tag records off western Nova Scotia". J. Fish. Res. Bd Can., *15*: 1371–81.

PARKER, R. A., 1955. "A method for removing the effect of recruitment on Petersen-type population estimates". J. Fish. Res. Bd Can., *12*: 447–50.

PARKER, R. A., 1963. "On the estimation of population size, mortality and recruitment". Biometrics, *19*: 318–23.

POPE, J. A., 1963. "The design and analysis of capture-recapture experiments". ICNAF Spec. Publ., No. 4: 342–47.

RICKER, W. E., 1948. "Methods of estimating vital statistics of fish populations". Ind. Univ. Publ., No. 15.

RICKER, W. E., 1958. "Handbook of computations for biological statistics of fish populations". Bull. Fish. Res. Bd Can., No. 119.

ROBSON, D. S., 1963. "Maximum likelihood estimation of a quence of annual survival rates from a capture-recapture series" . ICNAF Spec. Publ., No. 4: 330–35.

SATO, R., 1938. "On the migratory speed of salmon and the stock of red salmon estimated from the tagging experiments in northern North Pacific". Bull. Jap. Soc. sci. Fish., *7*: 21–23.

SCHAEFER, M. B., 1951. "Estimation of size of animal populations by marking experiments". Fish. Bull. U.S., *52*: 191–203.

SCHNABEL, Z. E., 1938. "The estimation of the total fish population of a lake". Amer. math. Mon., *45*: 348–52.

SCHUMACHER, F. X., & ESCHMEYER, R. W., 1943. "The estimation of fish populations in lakes or ponds". J. Tenn. Acad. Sci., *18*: 228–49.

SIMPSON, A. C., 1963. "Marking crabs and lobsters for mortality and growth studies". ICNAF Spec. Publ., No. 4: 188–93.